REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 815
Tome 71, nº 42. — Décembre 1964

Dynamique d'une population de Merles noirs, *Turdus merula* L.

par

Jean-Pierre RIBAUT
Musée zoologique, Lausanne

Avec 28 figures dans le texte

TABLE DES MATIÈRES



INTRODUCTION

L'étude des populations d'oiseaux et de leur dynamique en est à ses débuts. La pratique intensive du baguement comme moyen d'investigation remonte à quelques dizaines d'années seulement et l'utilisation de bagues de couleurs, seule technique permettant d'identifier les individus d'une population donnée, est encore plus récente.

Depuis la publication fondamentale de M. NICE: « The life history of the Song Sparrow-*Melospiza melodia* » en 1937, des travaux de plus en plus nombreux ont vu le jour. Ils constituent des documents très intéressants, mais ne permettent pas encore de connaître de manière satisfaisante l'influence des divers facteurs

qui interviennent dans la régulation des populations d'oiseaux. Ce problème est en effet très complexe, comme le montreront aussi les conclusions de cette étude.

C'est la raison pour laquelle les recherches concernant une population déterminée et poursuivies pendant plusieurs années présentent un grand intérêt.

En 1958, D. W. Snow publia un mémoire où il relate ses observations concernant les Merles du Jardin botanique d'Oxford et cette étude me suggéra d'entreprendre un travail semblable. C'est ainsi que, dès fin 1958, je me suis mis en quête d'un terrain d'étude riche en Merles et aussi peu fréquenté que possible du public. Après quelques mois de prospection, mon choix s'est arrêté sur la campagne de Bellerive, propriété privée située dans la région sud-ouest de Lausanne, entre le Port d'Ouchy et Bellerive-Plage. Ce grand parc est actuellement le siège de l'Institut Imede, et c'est pour des raisons de commodité que je le désignerai à l'avenir par le terme Imede.

Le travail sur le terrain débuta le 27 février 1959. Il s'est poursuivi depuis cette date avec régularité; mais pour la présente étude, les observations ont été arrêtées au 15 août 1962. Elles portent donc sur 4 saisons de nidification.

Avant d'exposer ces recherches, j'aimerais remercier toutes les personnes qui ont permis leur réalisation: M. le professeur J. de Beaumont, directeur du Musée zoologique de Lausanne et M. le Dr A. Schifferli, directeur de la Station ornithologique suisse de Sempach, qui ont patronné mon travail et dont j'ai hautement apprécié les conseils et suggestions; M. le professeur R. Matthey, à qui je dois ma formation de zoologiste, M. le professeur H. A. Guénin, qui a également témoigné un vif intérêt pour mes recherches. Ma gratitude va encore aux collaborateurs du Musée zoologique et de l'Institut de zoologie, plus spécialement à M. Ed. Cornu; à M. le professeur J.-P. Imhof, pour s'être occupé de l'aspect statistique de mon travail, et à Mlle A. Rochat, qui m'a régulièrement transmis ses observations de Merles bagués. Enfin, je remercie tout particulièrement M. le Dr Ch. Chessex, mon « père spirituel », qui m'a non seulement initié à l'ornithologie, mais n'a cessé de me faire bénéficier de sa compétence et de son enthousiasme.

Chapitre Premier

PROBLÈMES ET TECHNIQUES

1. Terrain d'étude et méthode de travail

La propriété Imede est un grand parc privé de forme rectangulaire, mesurant 300 m de long et 200 m de large: la surface est donc de 6 ha. La photo aérienne (fig. 1) donne une idée de l'aspect de ce terrain, caractérisé par une ceinture de grands arbres. Les espèces présentes sont très variées: marronniers, hêtres, ormes, érables, charmes, épicéas, etc.[1]. Le sous-bois, souvent très clairsemé, surtout au sud, est constitué par des essences diverses telles que buis, sureaux, houx, laurelles (fig. 3 et 4). Une allée d'arbres rectiligne allant du N.-O. au S.-E. divise la zone centrale en deux grands prés. Nous y trouvons quelques très beaux arbres: tilleuls, tulipiers, cèdres, thuyas, pins.

Entre l'aire boisée du secteur nord et les diverses maisons qui bordent la propriété se rencontre une série de jardinets avec plates-bandes, petits composts et arbres fruitiers. Ce secteur est particulièrement riche en Merles, qui trouvent en outre d'abondantes possibilités de nidification dans le lierre recouvrant plusieurs vieux murs. Dans la partie ouest nord-ouest de la propriété il y a quelques bâtiments entre lesquels se déplacent les étudiants de l'Institut Imede. Ceux-ci n'ont jamais gêné mes observations, ni prêté attention aux Merles, mais ont au contraire quelque peu habitué ces derniers à l'homme. Toute cette région est particulièrement bien entretenue par le jardinier; les pelouses sont régulièrement rasées et arrosées par temps sec. Cela revêt une grande importance, car les Merles y trouvent au printemps de la nourriture en permanence.

Le domaine est isolé de l'extérieur par un mur imposant, sauf du côté nord. Cela n'empêche évidemment pas les Merles d'aller et venir et plusieurs couples ont régulièrement établi leur territoire à cheval sur le terrain étudié et les environs. Cette situation s'est

[1] Noms scientifiques, voir p. 847.



Fig. 1.
Vue aérienne du parc Imede (photographie du service topographique fédéral).

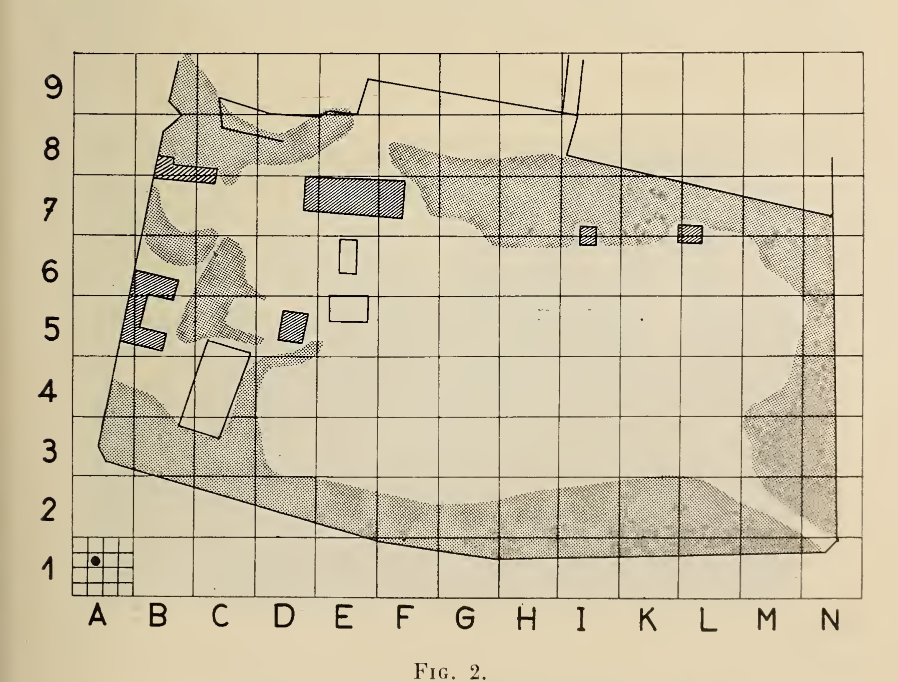


Fig. 2.
Plan du parc Imede. Echelle: 1 carré a 25 m de côté.



Fig. 3.
Le secteur sud du parc (en automne).



Fig. 4.
Le secteur nord-ouest du parc (en automne).

produite le long de la limite sud où la densité des oiseaux est toujours relativement faible et à l'est, où un jardin abandonné et de vieilles baraques offrent d'intéressants sites de nidification.

Afin de pouvoir noter avec précision l'emplacement des oiseaux et des nids, j'ai divisé la surface du parc en carrés de 25 mètres de côté (voir fig. 2). Puis j'ai effectué un second quadrillage, en subdivisant chaque carré primitif en 16 nouveaux petits carrés qui ont donc 6,25 m de côté. Dans ce second réseau, la numérotation va de gauche à droite, puis de bas en haut. Ainsi la petite tache de la case A1 sera-t-elle notée $A1_{10}$. Ce procédé m'a permis de relever l'emplacement des oiseaux avec beaucoup de précision puisque leur position est déterminée à 6 m près. En parlant de notation, je signale encore que lorsque plusieurs nids se succèdent au même endroit, par exemple en $E8_{14}$, le premier est dénommé $E8_{14}$, le second $E8'_{14}$, le troisième $E8''_{14}$, etc.

Mes observations se concentrant sur la période de reproduction, j'ai essayé d'avoir au début de chaque printemps le plus grand nombre de Merles bagués. Je les ai capturés soit avec des filets en nylon, soit avec des trappes Potter appâtées avec des flocons d'avoine et des raisins secs. Cette dernière technique m'a permis d'attraper les individus non bagués même en mai-juin.

Pendant ces quatre années, 262 Merles ont été bagués, soit 96 mâles, 88 femelles et 78 jeunes au nid. Dans leur premier automne, les jeunes Merles subissent une mue partielle. A partir de cette époque, et jusqu'à la mue suivante, on distingue aisément les couvertures alaires du plumage juvénile de celles du plumage adulte, grâce à leur différence de coloration. C'est par cette particularité que j'ai pu déterminer les individus nicheurs qui étaient dans leur première année. Tous les Merles ont été munis d'une bague aluminium de la Station ornithologique de Sempach et de 3 bagues de couleur choisies dans un assortiment de 6 couleurs. J'ai employé le système de notation de la Station ornithologique de Radolfzell, qui confère à chaque couleur un chiffre. Ainsi tous les Merles bagués ont comme numéro matricule un nombre de 4 chiffres. Les jeunes au nid sont également bagués en couleurs, mais afin de ne pas épuiser le nombre de mes combinaisons, une de leurs quatre bagues est une bague bicolore. Ces bagues colorées sont en celluloïd et l'oiseau ne les perd pratiquement pas; je n'ai observé qu'une perte de bague en 4 ans. Les couleurs employées sont le rouge, le jaune, le vert, le

bleu, le blanc et le rose; elles résistent très bien à l'action du temps et ne se modifient que très peu, ayant cependant une tendance à pâlir.

La proportion d'oiseaux qui étaient bagués au moment de la nidification est de 48% en 1959, 82% en 1960 et 93% en 1961 et 1962. J'ai mesuré dès le début de mon travail la longueur de l'aile, puis dès 1961, j'ai pesé tous les individus capturés. Les jeunes au nid ont généralement été bagués et pesés à l'âge de 8 jours.

Les observations sur le terrain ont, dans la règle, été quotidiennes au printemps, dimanches exceptés ! Pendant le reste de l'année, leur fréquence a été très variable: bimensuelles à certaines époques, hebdomadaires à d'autres, quotidiennes pendant les périodes de capture en hiver. De mars à juillet j'ai observé essentiellement tôt le matin, quelquefois en fin d'après-midi. Mon outil de travail a été une jumelle 10×60 [1]. J'ai employé occasionnellement un miroir mobile monté sur une perche de quatre mètres de long, ce qui m'a permis de connaître le contenu de certains nids haut placés.

Pour ne pas perturber le comportement des oiseaux, j'ai adopté dès le début des consignes très strictes. C'est ainsi que je n'ai jamais chassé une femelle de son nid pour compter le nombre d'œufs qu'elle couvait. Je ne l'ai pas regretté, car je puis affirmer que les nombreux abandons de pontes observés chaque année n'ont pas été provoqués par ma présence.

Voici un exemple concret qui prouve que ces abandons ne sont pas dus à mes contrôles:

7	mai	1960:	la femelle construit un nid.
9	»	»	2 œufs chauds à 12 heures.
10	»	»	2 œufs à 6 heures.
11	»	»	3 œufs plutôt froids.
12	»	»	la femelle couve ou pond. Je ne la dérange pas et continue mon chemin.
13	»	»	la femelle se rend au nid.
14	»	»	la femelle couve.
17	»	»	la femelle couve.
19	»	»	je contrôle 5 œufs; la femelle regagne son nid lorsque je pars.
20	»	»	la femelle couve.
21	»	»	5 œufs mouillés, froids, la ponte est abandonnée; la femelle construit un nouveau nid le 26 mai.

[1] L'acquisition de cet instrument m'a été grandement facilitée par un subside des Fonds Agassiz et Forel de la S.V.S.N.

Il faut donc considérer ces abandons comme une caractéristique de la population d'Imede. Le revers de la médaille, c'est qu'avec les précautions prises, le nombre d'œufs de plusieurs pontes complète n'a pu être noté.

La prédations dans les nids revêtant dans cette population une grande ampleur, j'ai cherché un moyen de connaître les auteurs de ces pillages. Dès le mois de mai 1960, j'ai utilisé une technique inédite, le procédé de «l'œuf postiche», qui m'a renseigné dans un grand nombre de cas sur l'identité des prédateurs.

2. Biologie d'un couple et problèmes étudiés

En portant mon choix sur les Merles d'Imede, je ne me doutais pas, en 1959, que j'aurais à étudier une population aux caractéristiques très particulières et certainement non représentative de l'ensemble des Merles de Lausanne ou de la Suisse. Il m'a semblé intéressant de retracer ici l'évolution d'un des 27 couples d'Imede pendant les quatre années d'observation, afin d'évoquer concrètement la nature des problèmes auxquels je me suis intéressé. Le couple dont je vais relater les diverses activités a été choisi parce que sa biologie reflète assez bien celle du couple « type » d'Imede.

Le 28 février 1959 je capture au filet, parmi plusieurs autres, le ♂ 3531, âgé d'un an et la ♀ 3441 qui a deux ans au minimum. Ce couple niche sur les lieux de capture et le 20 avril, la femelle construit un nid dans un thuya. Le premier œuf est pondu le 20 avril et 2 jours plus tard, il y en a deux, qui ne seront jamais couvés. Le nid est donc abandonné. Le 19 mai, le mâle parade devant la femelle, alors que cette dernière doit couver. J'en ai la preuve le 30 mai, jour où je découvre un nid contenant 4 jeunes âgés d'environ 4 jours. Le premier œuf a donc été pondu aux environs du 11 mai. Le 2 juin, il n'y a plus que 3 jeunes, bagués le lendemain. Mais le 5 juin, le nid est vide, le prédateur n'ayant laissé aucune trace.

Quelques jours plus tard, le couple recommence à nicher. Le nid subit le même sort que les précédents: le 16 juin il est vide, alors que le 13 il contenait deux œufs. Une quatrième tentative est entreprise, et le 23 juin j'observe la femelle qui se précipite dans son nid tandis qu'un Ecureuil déambule non loin de là. L'issue de ce nid m'est inconnue. Le couple est revu sur place le reste de l'année.

Le 12 mars 1960 commence pour le mâle une période difficile. Il doit en effet se défendre contre un mâle adulte qui cherche à se créer un territoire au détriment de ses voisins. Après 3 semaines de combats acharnés, cet intrus arrive à ses fins et le territoire du 3531 est amputé au sud du quart de sa surface (fig. 5). Pendant

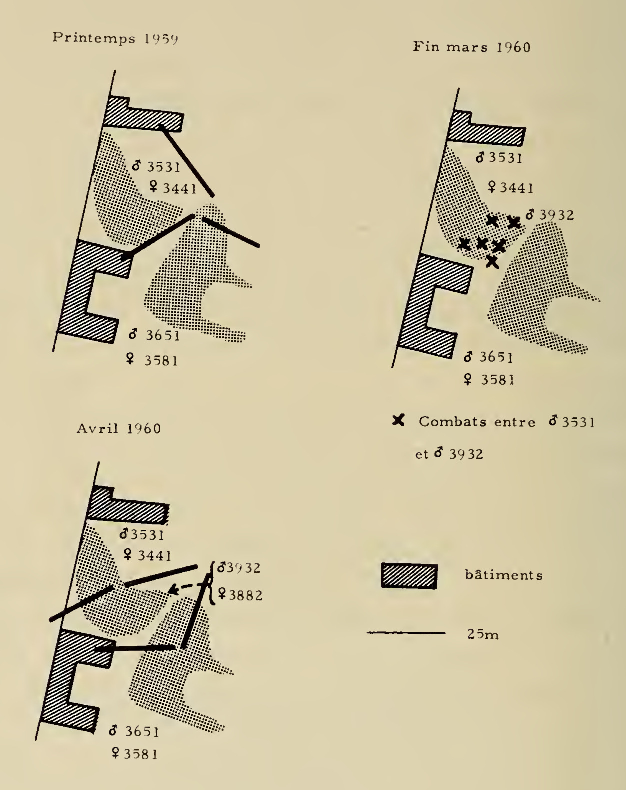


Fig. 5.
Evolution des limites territoriales du couple 3531, 3441.

cette période agitée, la ♀ 3441 entreprend la construction d'un premier nid le 1er avril et pond le premier œuf le 8. Ce même jour, je constate qu'elle n'est pas accompagnée par « son » mâle, mais par un autre mâle bagué, le 3842, âgé d'un an et bagué le 12 mars 1960 dans les environs. Très surpris par cette observation, je m'approche du couple et découvre à terre le cadavre frais du ♂ 3531. Il n'y a donc plus de mystère et la femelle ne sera pas restée longtemps

veuve ! Elle continue à s'occuper de sa ponte, couvant le 12 avril deux œufs (ponte complète). Le 14, ces derniers sont froids, la femelle les ayant abandonnés.

La tentative suivante échoue également, ce qui est à nouveau dû à un prédateur. Le même sort est encore réservé au troisième nid, mais cette fois-ci je connais l'auteur du délit, grâce au procédé de « l'œuf postiche »; il s'agit d'un Ecureuil. Un quatrième, puis un cinquième essai est entrepris, mais aucun n'aboutit à l'envol de jeunes.

C'est ainsi qu'arrive la fin de la saison de reproduction, marquée par le décès de la femelle le 22 juin. Dans les jours qui suivent, j'observe le mâle seul, mais le 14 juillet, il est accompagné par une femelle non baguée.

Pendant l'hiver 1960-1961, le territoire du couple est fréquenté non seulement par le ♂ 3842, mais aussi par d'autres Merles. Toutefois, dès fin février 1961, le comportement territorial se développe à nouveau et le mâle manifeste une grande agressivité sur son secteur, qui s'est légèrement déplacé vers le nord. Le 4 mars, il est observé en compagnie de la ♀ 3482 : le couple est formé. Pendant ce mois, le mâle doit souvent défendre son territoire contre les mâles environnants : le ♂ 4331 au nord, et surtout le ♂ 4391 au sud. Durant cette nouvelle saison de reproduction, le couple construit 3 nids. Le premier est abandonné avant la ponte, le deuxième pendant l'incubation (avec 3 œufs) et le troisième est détruit par un prédateur alors qu'il contient 2 jeunes. En automne, le couple éclate. Le mâle se déplace au nord-est et la femelle au nord-nord-ouest. Le mâle est en outre régulièrement observé à l'Avenue de la Harpe, soit à 400 m au nord-est de son secteur, et ceci du 7 décembre 1961 au 6 mars 1962. Il s'y nourrit de raisins secs, mais reste néanmoins fidèle à Imede.

Au mois de février, alors que la ♀ 3482 est appariée à un mâle non bagué, le ♂ 3842 est rejoint par la ♀ 3592. Cette dernière nicha en 1960 en M7 et fut absente du parc pendant l'année 1961. Elle construit à fin mars son premier nid, qui évolue favorablement jusqu'au 30 avril, date à laquelle les 3 petits bagués 3 jours plus tôt, sont emportés par un prédateur. Dans les jours qui suivent a lieu un phénomène tout à fait unique : les femelles 3592 et 3482 permutent et le ♂ 3842 retrouve donc « sa » femelle de l'an dernier. Le couple reconstitué entreprend successivement 3 nids mais le

premier est abandonné, le second détruit par un prédateur et le troisième donne enfin 3 jeunes qui s'envolent vers la mi-juillet.

Je signalerai pour terminer, que le 16 juin 1962 a débuté, sur le territoire de ce couple, la construction du nid d'un couple étranger.

C'est ainsi que se présente l'histoire abrégée d'un couple d'Imede. Je dis abrégée, car ce résumé est établi à partir de quelque 330 observations. Plusieurs constatations sont assez surprenantes. D'abord, la grande exiguïté des territoires, en relation avec la forte densité des nicheurs, ensuite, le faible nombre d'œufs par ponte. Les 11 pontes complètes connues de ce couple se répartissent en 4 pontes à 2 œufs, 4 pontes à 3 œufs et 3 pontes à 4 œufs. Le nombre d'œufs moyen est donc très faible, inférieur à 3 dans le cas particulier. Enfin, l'impression la plus marquante est le peu de succès qu'ont connu les nids sur ce territoire. En effet, sur 16 nids entrepris en quatre ans, un seul a certainement réussi, permettant l'envol de 3 jeunes. L'issue d'un deuxième m'est inconnue, un troisième a été abandonné avant la ponte, 5 abandonnés alors qu'ils contenaient des œufs et enfin 8 ont été détruits par des prédateurs.

Toutes ces remarques ne sont pas seulement le reflet de la biologie du couple étudié plus haut, mais de toute la population d'Imede.

Chapitre II

LE TERRITOIRE

1. Territoire et domaine vital

Je définirai le territoire comme la plupart des auteurs (Lack, etc.) en désignant par ce terme tout espace défendu par un Merle contre d'autres Merles. J'appellerai domaine vital, l'espace parcouru par un oiseau pendant ses activités quotidiennes.

Le Merle défend son territoire par des combats, des parades d'intimidation et il poursuit plus ou moins violemment les intrus. La localisation de ces diverses activtés, de même que l'emplacement des postes de chant permettent de déterminer la surface du territoire et ses frontières, qui ne sont pas obligatoirement rigides pendant le printemps.

Pour calculer la superficie moyenne d'un territoire à Imede, je divise la surface étudiée par le nombre de couple nicheurs. Il convient cependant de soutraire aux 6 ha. du parc les 2 ha. correspondant à la surface du pré central et de quelques autres



Fig. 6.
Répartition des territoires et des nids en 1962;
(les deux mâles au nord du bâtiment principal sont bigames).

terrains neutres. Nous obtenons alors: 4 ha. occupés par 27 ou 28 couples, ce qui donne comme superficie d'un territoire: 14 a., soit la surface d'un carré de 37 m de côté. Mais de nombreux territoires sont plus petits, tout spécialement dans la partie nord-ouest du parc. Dans cette région ils n'ont couramment que 6 ou 8 a., alors qu'au sud, ils couvrent généralement 20 ou 30 a. (voir fig. 3, 4 et 6).

Même au printemps, où l'activité territoriale est maximum, les Merles ne vivent pas toute la journée sur leur territoire. Lorsqu'un mâle voisin est invisible, le Merle franchit couramment les frontières pour se nourrir jusqu'au moment où le « propriétaire » le refoule. Les oiseaux vont également se nourrir sur des plates-bandes et des pelouses, où ils pâturent ensemble, sans se battre.

De tels emplacements, où les individus ne se chassent pas les uns les autres, sont considérés comme terrains neutres. Le domaine vital du Merle est donc sensiblement plus grand que le territoire et il se compose des trois éléments suivants: le territoire, les alentours de ce territoire et des terrains neutres.

Les centres alimentaires importants: plates-bandes de G8-H8, pelouses E9 et D7, p. ex., sont presque toujours terrains neutres et visités par plusieurs couples. Le cas des cerisiers de C9 et M7 est à ce point de vue typique. Au début du printemps, ils sont défendus par les mâles résidents comme n'importe quelle autre partie de leur territoire; puis, dès que ces arbres ont des cerises, ils deviennent terrains neutres et sont visités par plusieurs couples. Je suppose que la concentration des Merles est telle qu'aucun couple n'est assez fort pour s'approprier, c'est-à-dire inclure dans son territoire, ces centres de nourriture et pour résister à la forte pression des couples environnants.

2. Conquête du territoire

De juillet à septembre, le comportement territorial, appelé aussi territorialité, est inexistant. A l'approche de l'automne, il se développe et quelques combats ont lieu, mais il s'agit plutôt d'escarmouches que de véritables batailles. Les anciens mâles manifestent généralement leur comportement territorial sur leurs territoires de la saison écoulée. Les jeunes mâles et les mâles plus âgés qui cherchent un nouveau territoire sont alors souvent chassés. Mais comme l'agressivité des résidents est relativement sporadique, les nouveaux réussissent souvent à s'établir, par exemple à la jonction de plusieurs territoires, ou en s'appropriant une portion de territoire. Les anciens propriétaires ne se battent pas seulement avec les nouveaux venus, mais aussi entre eux. Les disputes entre voisins ne sont donc pas rares.

En décembre-janvier, les conditions météorologiques deviennent plus rigoureuses; simultanément la territorialité baisse. Profitant du temps froid et de la présence de la neige, j'ai effectué 131 captures pendant ces deux mois. Elles me permettent d'affirmer que les futurs nicheurs, qu'ils soient mâles ou femelles, sont à ce moment déjà sur leurs prochains lieux de nidification. Ils n'y passent cependant qu'une partie de la journée, se déplaçant encore beaucoup à

la recherche de nourriture. A cette même époque, décembre-janvier, les couples sont peut-être déjà formés.

Dès fin février commence pour les mâles la période décisive. La coexistence pacifique évolue brusquement en une série de conflits dont la fréquence et l'intensité atteignent leurs maximums dans la deuxième moitié de mars. Les anciens mâles nicheurs cherchent à reconquérir leur territoire de l'an dernier en expulsant les intrus qui tentent de s'y établir. Des combats entre mâles voisins éclatent également et leur localisation permet de définir les nouvelles frontières. Parmi les nouveaux individus qui cherchent à conquérir un territoire, je distinguerai deux groupes. Il y a d'abord ceux qui vivent depuis plusieurs semaines ou mois sur un territoire dont le mâle a disparu. Ceux-là réussissent généralement à s'imposer facilement et se comportent de la même manière que les anciens mâles. Le deuxième groupe, nettement le plus important, comprend surtout des jeunes mâles qui sont obligés d'essayer de s'établir à la limite de quelques territoires existants et de refouler ainsi les individus qui s'y trouvent. Dans cette deuxième catégorie, les tentatives couronnées de succès sont beaucoup moins nombreuses que les échecs, car la majorité de ces mâles sont impitoyablement chassés et doivent chercher à s'établir ailleurs.

Le comportement des femelles contre d'autres femelles est dans ses grandes lignes identique à celui des mâles, toutefois beaucoup plus discret. Je les ai observées aux mêmes époques que les mâles sur les futurs lieux de nidification, dès décembre.

J'illustrerai ce qui précède par un exemple, en rappelant qu'un cas précis de conquête du territoire a déjà été décrit dans le premier chapitre, à la page 824.

Pendant la période de mue 1961, le ♂ 3651 disparaît de son territoire situé en C4. Durant l'automne suivant, je n'observe que peu de Merles sur ce secteur, constitué par de grands résineux qui rendent l'observation difficile, et fort maigre en ressources alimentaires à cette période de l'année. Le 21 décembre 1961, je répands sur le sol un peu de nourriture et pose 3 trappes. Le même jour, je capture une femelle dans sa deuxième année, non baguée, (♀ 4661), qui nichera au printemps suivant 25 m à l'ouest du point de piégeage. Elle prend ainsi la place d'une femelle qui, depuis le 26 novembre, est observée 100 m au nord, en B7, où elle aussi nichera au printemps suivant. Ces deux femelles sont donc déjà sur leurs futurs

lieux de nidification (l'une même depuis un mois). Deux jours plus tard, soit le 23 décembre, je fais 3 captures: 1) la ♀ 4661 du 21 décembre, 2) un jeune mâle non bagué (♂ 4841), qui nichera sur les lieux de capture en 1962, succédant ainsi au ♂ 3651, 3) une femelle, adulte, non baguée (♀ 4681), qui elle nichera 100 m à l'est, dans le bosquet central d'Imede. Je continue à piéger dans le secteur et du 21 décembre 1961 au 8 janvier 1962, je bague 12 nouveaux mâles et 5 femelles. Plusieurs d'entre eux sont souvent repris: le ♂ 4841 et la ♀ 4681 cinq fois, les ♀♀ 4661 et 4831 chacune quatre fois. Les 3 premiers Merles sont les futurs nicheurs, quant à la ♀ 4831, son secteur de nidification m'est inconnu. Les autres mâles et femelles n'ont été capturés qu'une ou deux fois, excepté un jeune mâle qui a été pris trois fois.

Cet exemple de piégeage systématique à un endroit déterminé appelle quelques remarques. Nous constatons d'abord que les premiers individus capturés ont été les futurs nicheurs de la région. Cela signifie qu'ils occupent déjà les territoires laissés libres par le départ d'un mâle ou d'une femelle. Il est ensuite significatif que ces individus ont été capturés un plus grand nombre de fois que les autres Merles, dont aucun n'a niché à Imede au printemps suivant.

Ces observations, associées à d'autres, montrent que la majorité des futurs nouveaux nicheurs occupent déjà leurs futurs territoires en hiver. Les contrôles permettent de dire qu'ils y sont déjà attachés, ce qui n'exclut évidemment pas des déplacements hors du territoire, souvent à des distances importantes. C'est ainsi que le ♂ 4841 cité plus haut a été régulièrement observé au début de mars 1962 à 500 m de son territoire.

Les jeunes Merles ne parviennent pas tous à obtenir un territoire. Ceux qui échouent, s'établissent ailleurs ou constituent la « réserve », dont nous étudierons le comportement plus tard.

3. La défense territoriale

Le mâle défend son territoire contre les intrus par des combats et des parades d'intimidation. Les combats naissent soit entre mâles voisins, soit entre le résident et un nouveau venu qui cherche à s'établir. J'ai observé les bagarres entre mâles voisins surtout au mois de mars, au moment où les limites territoriales sont à nouveau

précisées. Les mâles en présence se battent souvent violemment, mais le combat se termine généralement sur les positions initiales. Les frontières territoriales sont souvent identiques d'une année à l'autre lorsque les mêmes mâles sont en présence. Les combats

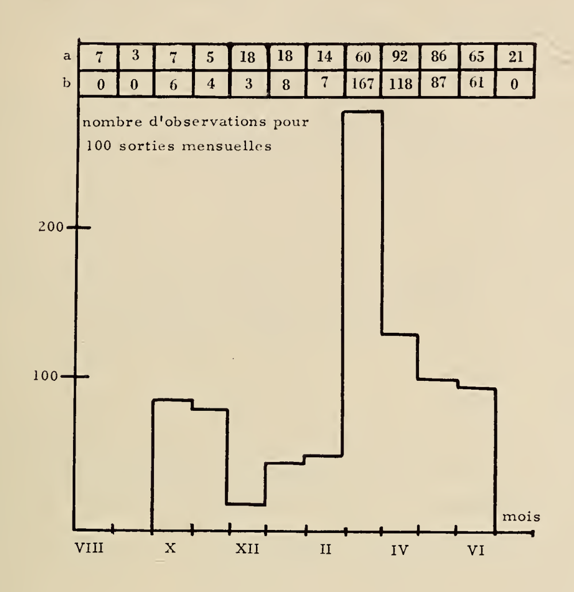


Fig. 7.
Comportement territorial des mâles pendant l'année;
a: nombre de sorties mensuelles;
b: nombre d'observations.

observés dans le courant de la période de reproduction concernent souvent des mâles de la réserve et ces bagarres se terminent alors toujours par la fuite de l'intrus, poursuivi par le résident sur des distances quelquefois importantes, 100 à 200 m.

Les parades d'intimidation ont lieu à terre et sont remarquablement stéréotypées. Elles concernent en principe des mâles voisins, chez lesquels l'agressivité défensive est momentanément diminuée. Les deux individus se poursuivent en trottinant, généralement sur un cercle ou en avançant et reculant alternativement. Ces parades d'intimidation peuvent durer plusieurs minutes, les deux mâles prenant tour à tour un léger avantage territorial et se terminent souvent sans qu'un véritable combat ait été engagé.

Le chant ne contribue pas directement à la défense du territoire, mais permet au mâle de signaler sa présence. Aucune de mes observations de mâle chantant ne concerne le chant de l'aube ou du crépuscule. Elles ont au contraire toutes été effectuées de jour. Les oiseaux qu'on entend le plus régulièrement pendant la saison, sont de jeunes mâles, célibataires. J'en ai observé chaque année un individu, sur un total de 27 couples.

J'ai centré mon étude de la défense du territoire sur la variation de l'intensité de la territorialité. Examinons le comportement territorial en fonction de l'année. Dans les figures 7 et 8 ont été reportés en ordonnées les combats, poursuites et parades d'intimidation. Les résultats d'août à novembre sont à interpréter avec prudence, parce que basés sur un nombre relativement faible d'observations. Nous pouvons néanmoins en déduire que l'agressivité défensive des femelles pendant cette période est pratiquement nulle, alors que chez les mâles, il y a dans les mois d'octobre-novembre une territorialité certaine. Une deuxième remarque qui se dégage instantanément de la comparaison de ces deux graphiques concerne les maximums. Nous voyons que chez les deux sexes la combativité est la plus prononcée en mars. Pendant ce mois, les mâles et les femelles sont extrêmement agressifs, les femelles toutefois moins que les mâles. En réalité, la différence dans le comportement des deux sexes est encore plus grande que ne le suggèrent les courbes de ces deux figures, parce que à nombre de combats égaux, ceux entre mâles sont généralement plus intenses et durent plus longtemps que ceux entre femelles.

Alors que dès fin mars on assiste à une diminution très brusque de la territorialité chez les femelles (voir fig. 10) les mâles, eux, demeurent proportionnellement beaucoup plus actifs. Leur agressivité défensive diminue cependant également d'avril à juin (voir fig. 9), puis dès le début de juillet, toute territorialité a disparu. Cela signifie que les territoires ne sont plus défendus et que n'importe quel Merle peut se déplacer n'importe où sans se faire chasser.

L'un des éléments de la figure 9 donne un reflet détaillé de l'agressivité défensive. L'autre montre que le mâle chante toujours plus au fur et à mesure que la saison de reproduction avance. Autrement dit, tandis que l'agressivité territoriale diminue, l'activité vocale augmente. Ces deux composantes du comportement varient donc inversément l'une avec l'autre.

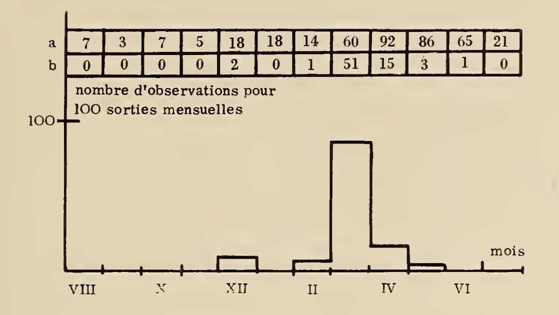


Fig. 8.

Comportement territorial des femelles pendant l'année;
a: nombre de sorties mensuelles;
b: nombre d'observations.

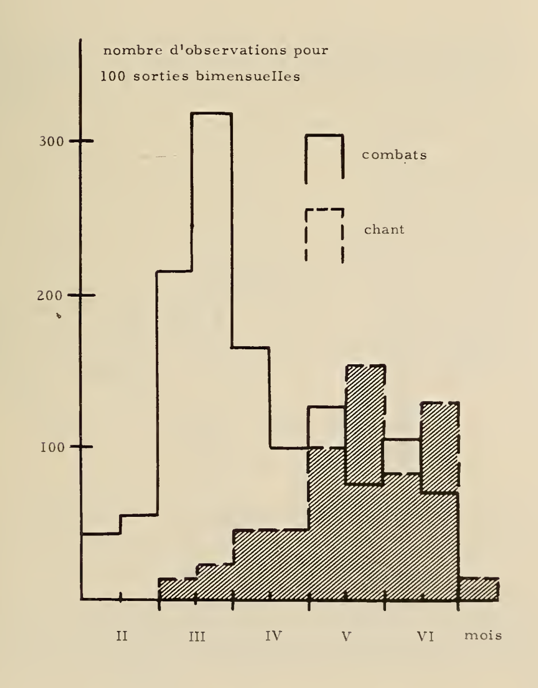


Fig. 9.

Comportement territorial des mâles au printemps.

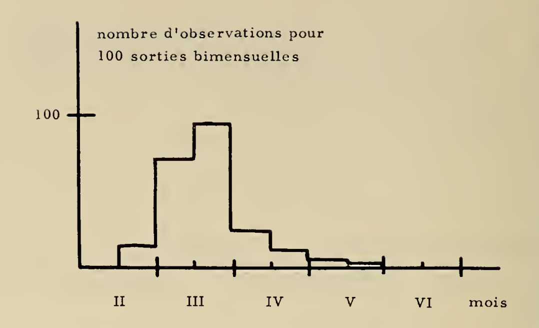
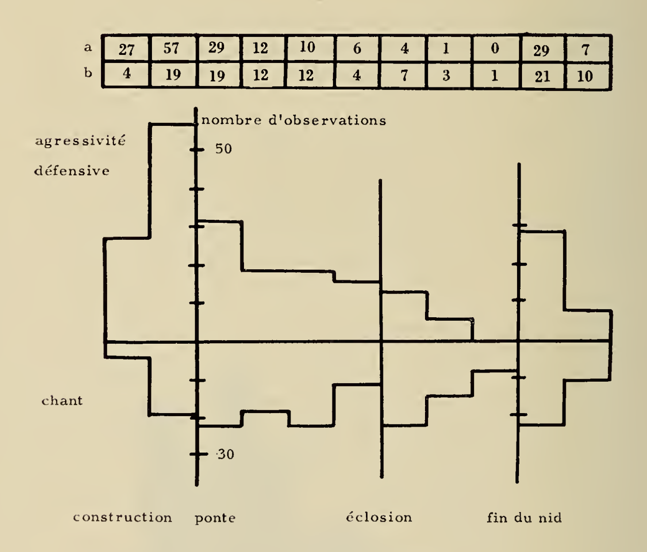


Fig. 10.
Comportement territorial des femelles au printemps.



a	27	57	29	12	10	6	4	1	0	29	7
b	4	19	19	12	12	4	7	3	1	21	10

Fig. 11.
Variation de l'agressivité défensive et du chant en fonction de la nidification. Les observations sont groupées par périodes de 4 jours. Dans le graphique, il a été tenu compte de la diminution du nombre des nids pendant la nidification.

a: nombre d'observations concernant l'agressivité défensive.

b: nombre d'observations se rapportant au chant.

J'étudierai maintenant les variations de l'agressivité défensive et du chant en fonction du déroulement de la nidification. Le résultat de ce travail est résumé dans la figure 11. On voit que c'est dans les jours précédant la ponte que les mâles sont le plus agressifs. C'est également pendant cette période que les combats sont le plus violents. Puis, dès que la femelle a pondu les premiers œufs, l'agressivité du mâle s'affaiblit sensiblement. Pendant l'incubation, le mâle manifeste encore une certaine agressivité défensive, mais au fur et à mesure que les jeunes grandissent en réclamant par conséquent davantage à manger, cette agressivité s'affaiblit considérablement pour devenir nulle dans les jours précédant l'envol. Si l'évolution du nid est interrompue pour une raison ou pour une autre, on assiste dans les jours qui suivent l'échec, à une renaissance très importante de la territorialité. Quant au chant, cette même figure 11 montre que son intensité paraît indépendante de l'état de la nidification, jusqu'au nourrissage des jeunes, où le mâle chante de moins en moins. Mais dès que les jeunes se sont envolés ou que la couvée a été détruite ou abandonnée, le mâle chante à nouveau davantage.

Pour résumer, je constate donc une variation saisonnière dans la territorialité. Mais à ce cycle annuel se superpose au printemps une deuxième série de cycles, correspondant aux différentes tentatives de nidification. Chacun de ces deuxièmes cycles débute avec la construction du nid et se termine avec la réussite, la destruction ou l'abandon de la couvée. Sa durée est mensuelle, lorsque la couvée vient à bien, mais nettement raccourcie, quand le nid est abandonné ou détruit. Dans ce deuxième cycle, les variations de l'agressivité défensive sont très appréciables, alors que celles concernant le chant le sont nettement moins.

4. La fidélité au territoire

Parmi les Merles se reproduisant à Imede, certains nichent année après année sur le même territoire, alors que d'autres changent occasionnellement ou régulièrement de secteur. Je ne puis étudier ici que les déplacements de faible amplitude, puisque les oiseaux qui quittent le parc pour nicher dans un autre quartier de la ville échappent à mon contrôle.

Dans le tableau 1 figurent les observations de tous les Merles bagués ayant niché au moins 2 printemps sur le terrain étudié

ou ses environs. Nous constatons chez les mâles 31 cas de fidélité au territoire et 14 changements. Chez les femelles, la proportion est différente, puisqu'à 15 cas de fidélité correspondent 15 cas de

Tableau 1.

Fidélité au territoire d'un printemps à l'autre.

Mâles			Femelles		
Age	Fidélité	Changement	Age	Fidélité	Changement
« Adultes » .	23	11	« Adultes » . .	11	9
1 an	8	3	1 an	4	6
Total	31	14	Total	15	15

changements. Les mâles sont donc davantage attachés à leur territoire que les femelles. La distance séparant l'ancien territoire du nouveau oscille entre 25 et 150 m, mais est de l'ordre de 50 m dans la majorité des cas observés, les valeurs concernant aussi bien les mâles que les femelles.

La figure 12 situe ces divers changements de territoire, et montre qu'ils ont pratiquement tous lieu dans la partie ouest, nord-ouest du parc. Or, c'est dans cette région que la population est la plus dense et c'est là que les territoires sont les plus petits (voir fig. 6). Il existe donc vraisemblablement une relation de cause à effet entre la forte concentration des couples et une fidélité plus faible au territoire. Partout ailleurs, les territoires sont sensiblement plus vastes et un seul changement y a été observé.

Ces déplacements annuels n'ont jamais concerné le couple, c'est-à-dire que les partenaires n'ont jamais été les mêmes avant et après le changement. Il en va différemment pour les translations de territoire en cours de saison de reproduction, caractérisées par le fait que les deux conjoints se déplacent ensemble et que l'unité du couple est maintenue. J'ai observé 7 cas précis, mais il y en a eu peut-être davantage. Deux se sont produits en mai et cinq en juin, c'est-à-dire à un moment où la territorialité est sensiblement diminuée. Les nouveaux secteurs sur lesquels se sont établis ces

7 couples pour nicher sont les suivants: dans 5 cas, ils ont pris possession d'une portion quelque peu abandonnée d'un territoire occupé; dans le sixième cas, il s'agit d'un territoire devenu vacant par le départ du couple résident (donc phénomène de substitution) et dans le septième, un terrain « neutre » formé par un groupe de

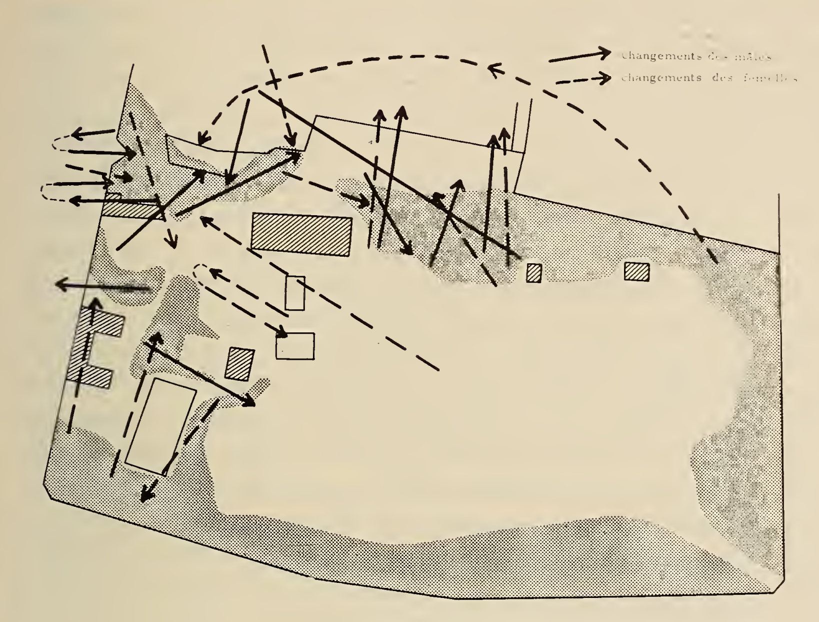


Fig. 12.
Changements annuels de territoires.

jeunes tilleuls dans lesquels le couples a construit son nid. L'amplitude de ces déplacements a été comme précédemment de l'ordre de 50 mètres.

Je n'ai aucune idée du facteur qui détermine ces changements de territoire, surtout observés en fin de saison. Si c'était à la suite d'échecs que les couples partaient, c'est presque toute la population d'Imede qui devrait quitter ses territoires pour s'établir ailleurs, puisque chaque couple subit chaque printemps plusieurs échecs dans l'élevage de ses couvées. J'inclinerais plutôt à penser que ces changements intervenant pendant la période de nidification sont en rapport avec la forte densité des oiseaux, vu que 6 de ces modifications se sont manifestées dans la même région que les changements de territoire annuels.

5. La réserve de population

Certains Merles ne peuvent conquérir au printemps un territoire. Ils cherchent alors à s'établir ailleurs, se contentant même de secteurs peu propices à la nidification; cette dernière remarque étant en tous les cas valable pour les mâles. Mais beaucoup d'entre eux rencontrent partout des oppositions farouches de la part des résidents, et, ne trouvant aucun territoire, forment un groupe d'individus que l'on appelle la réserve de population. Il s'agit d'oiseaux qui pendant les mois du printemps, se déplacent d'un endroit à un autre, attendant l'occasion de s'établir. Cette occasion peut se présenter lorsqu'un nicheur du même sexe meurt. La réserve comprend en effet des mâles et des femelles, les premiers paraissant plus nombreux. Il convient cependant d'être prudent dans l'appréciation du rapport des sexes, car les mâles sont un peu plus visibles que les femelles, et ont surtout un comportement beaucoup plus combatif, se faisant par conséquent plus facilement remarquer.

La réserve se constitute petit à petit à partir de fin mars, au fur et à mesure que les oiseaux ayant échoué dans leurs tentatives de conquêtes territoriales commencent à vagabonder. Mais à cette époque, l'identification des individus de la réserve est très difficile, voire impossible, pour les deux raisons suivantes. Il y a d'abord le passage des Merles migrateurs sur le territoire des nicheurs, et ensuite le fait que les domaines vitaux de tous les couples chevauchent plus ou moins. Alors que la première difficulté disparaît dès mi-avril, la deuxième subsiste pendant toute la période de nidification. Le problème qui se pose à l'observateur est donc le suivant: comment savoir si un mâle observé sur le territoire d'un couple connu est un individu de la réserve ou simplement un mâle qui cherche de la nourriture et se trouve par conséquent sur son domaine vital. J'ai résolu le problème de la manière suivante: lorsque l'intrus manifeste une certaine agressivité vis-à-vis du résident, il appartient à la réserve (il est bien entendu qu'il faut avoir la certitude qu'il ne s'agit pas d'un mâle nichant dans les environs). Lorsqu'il est simplement posé, sans comportement particulier, je ne me suis généralement pas prononcé.

C'est en 1960 et en 1962 que j'ai recueilli le plus grand nombre de renseignements. Pendant le printemps 1960, j'ai identifié 6 mâles

et 3 femelles; en 1962, 7 mâles et 2 femelles de la réserve. Voici quelques cas concrets.

Le premier concerne le mâle 3641, qui a été capturé et bagué le 14 mars 1959 en $B8_3$, sur son territoire, où il a niché avec une femelle non baguée. Il est observé toute l'année sur son territoire, mais au printemps 1960, c'est le ♂ 3681 qui a pris sa place. Le ♂ 3641 commence, dès le 19 mars, à errer sur 6 ou 7 territoires d'Imede, mais il est principalement observé en C8. En fin de saison, il déplace quelque peu son aire d'activité, et je le rencontre surtout en D6. Il ne faut cependant pas oublier qu'il est probable que ce ♂ 3641 a vécu dans un domaine vital plus grand, comprenant vraisemblablement les environs du parc. La figure 13 montre que ce célibataire errant a été dominé, surtout par le mâle non bagué de C9, mais qu'il a aussi été dominant, combattant et pourchassant victorieusement des mâles nicheurs. Il a eu en outre des postes de chant. La saison de reproduction terminée, je l'ai observé le 8 octobre en B6, le 26 décembre en C9, et le 7 janvier 1961 en D8. J'apprenais au printemps 1961, qu'il avait été trouvé mort au début d'avril dans le parc Mon-Repos, soit à 2 km au N.-E. d'Imede, en pleine ville.

Cependant, certains mâles de la réserve ont la « chance » d'être présents au bon endroit au bon moment. Ce fut le cas pour le ♂ 3842, bagué le 12 mars en D4 âgé d'un an, qui remplaça le 8 avril suivant le ♂ 3531, vraisemblablement décédé la veille (voir aussi chapitre 1, p. 824). J'ai entendu chanter ce mâle 4 jours plus tôt 10 m à l'ouest du territoire du 3531, ce qui prouve qu'au début d'avril il vivait déjà dans cette région.

Il existe pour les mâles de la réserve encore une autre possibilité de s'établir. L'agressivité défensive des nicheurs devenant nulle à fin juin, début juillet, il peut arriver qu'un mâle s'établisse à cette époque, où il ne rencontre plus guère d'opposition, et, s'appariant, puisse même se reproduire. C'est ce que j'ai observé en 1960, à la jonction de trois territoires ($G7_8$). Le 3 juin, je vois pour la première fois à cet endroit un mâle non bagué; le 17 juin, il chante et pourchasse un autre mâle. Même constatation les 21 et 22 juin, puis, le 24, je découvre en $G7_{11}$ un nid en construction, placé à 15 mètres de hauteur, qui sera par la suite détruit, vraisemblablement sans avoir contenu des œufs.

Les observations concernant les femelles de la réserve de population sont moins nombreuses et plus fragmentaires. Je ne citerai

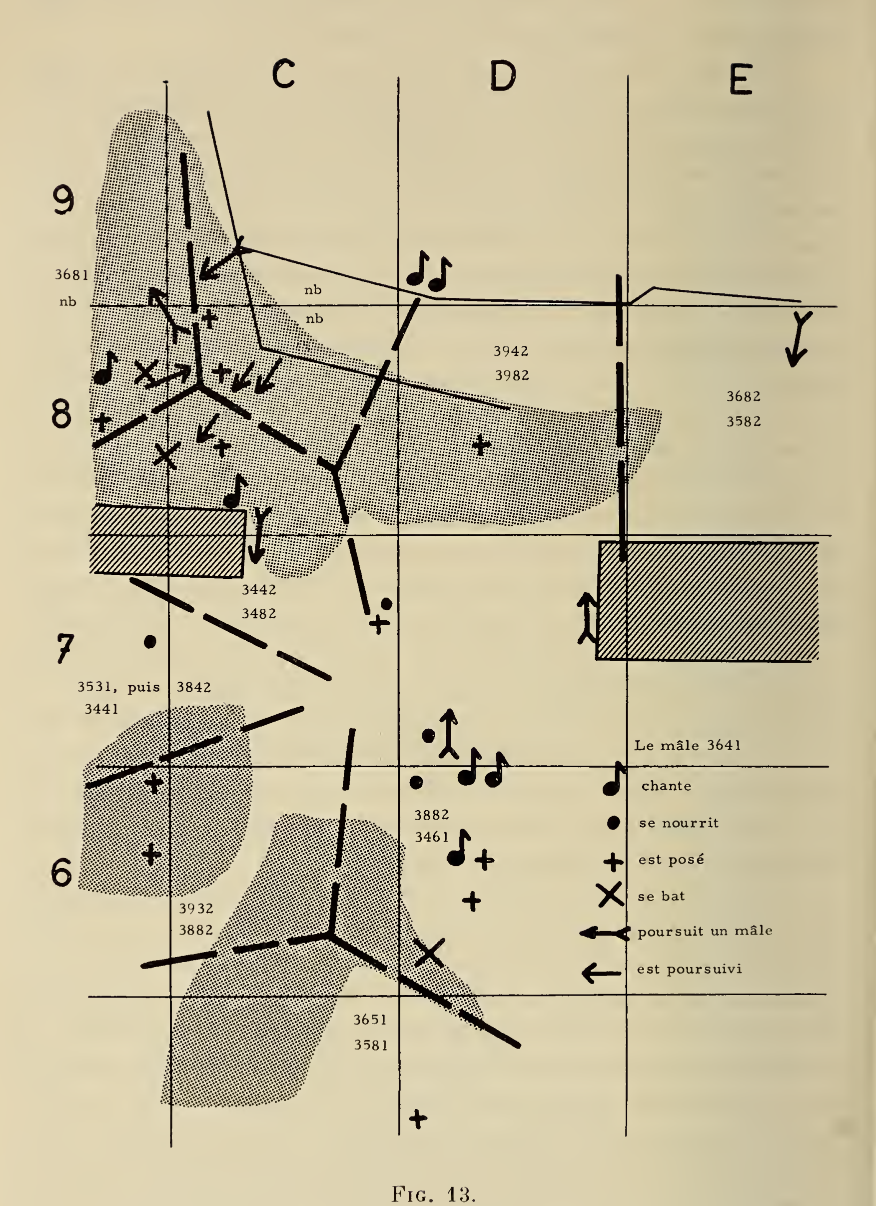


Fig. 13.
Observations se rapportant au mâle 3641 de mars à juin 1960; nb: individus nicheurs non bagués.

ici que les deux faits suivants: le 29 avril 1960, j'observe sur un mur une femelle non baguée, étrangère à Imede, qui soudain se précipite sur une femelle couvant à 5 mètres de hauteur. Ce dernier oiseau, d'abord dominé, chasse ensuite l'attaquante et continue par la suite à couver. La deuxième observation concerne un remplacement de femelle. Le 18 avril, à 10 h. 15, la ♀ 3531 se nourrit en $G7_{11}$; une heure plus tard, j'observe au même endroit la ♀ 3451, baguée un an plus tôt en B6 et plus jamais revue depuis. A partir de ce 18 avril, je ne vois plus que la deuxième femelle, appariée, comme la première, au ♂ 3881. La ♀ 3531 a vraisemblablement dû disparaître dans la journée ou les jours qui suivirent. Inversement, la ♀ 3451 a probablement visité ce territoire avant le 18 avril, mais m'a échappé. Ce deuxième exemple met en évidence la rapidité avec laquelle la ♀ 3531 a été remplacée par une femelle de la réserve.

La réserve comprend donc un nombre non négligeable d'individus par rapport aux couples nicheurs, puisque ce sont au total 18 oiseaux qui ont été observés en 2 ans. Il n'est par conséquent pas surprenant de constater que les résidents qui meurent soient rapidement remplacés. Ces Merles non établis ont un comportement variable, pouvant aussi bien passer longuement inaperçus que manifester une agressivité considérable.

6. Discussion

Le développement de la territorialité en automne, en rapport avec une variation de l'activité glandulaire de l'oiseau (Snow 1955*a*), est connu depuis longtemps et chez de nombreux Passereaux tels que les Mésanges *Parus sp* (Klujver, 1951; Gibb, 1962), le Rouge-gorge *Erithacus rubecula* (Lack, 1943 *b*). A cette époque, beaucoup de jeunes Merles s'établissent, mais Jackson (1954) et Snow (1958*b*) constatent qu'ils abandonnent généralement ces territoires hivernaux avant le printemps. Cela ne coïncide pas avec mes observations, qui ont au contraire montré que la majorité des jeunes établis pendant l'hiver sur un secteur donné, le conquièrent au printemps suivant. J'ai en outre l'impression, rejoignant les idées de Lind (1955) que dans de nombreux cas, la formation du couple est liée à ces " territoires " hivernaux.

Les observations se rapportant aux variations de l'agressivité défensive confirment pleinement les résultats de Snow (1958*b*) et

de nombreux autres auteurs, excepté Steinbacher (1941). Ce dernier constate un comportement territorial intense, mais confus, avant la saison de nidification. Puis, pendant la période de reproduction, toute territorialité semble avoir disparu. Il est dommage que les données de Steinbacher soient peu nombreuses.

Moffat, en 1903, écrivait déjà que la fonction principale et primaire du chant, chez les oiseaux, est de signaler la présence d'un mâle et non d'attirer la femelle. Cette affirmation s'applique parfaitement au Merle, chez lequel les couples sont formés plusieurs semaines ou plusieurs mois avant les premiers chants. Lack et Light (1941) doutent cependant de l'importance de cette fonction signalisatrice, alors que Snow l'admet pour le début de la période de nidification. Je pense que le chant conserve cette fonction même en juin-juillet, puisque c'est à ce moment que certains mâles de la réserve cherchent à s'établir.

L'importance de la réserve de population a déjà été constatée par Altum (1868), mais elle a été mise en évidence de manière spectaculaire par Stewart et Aldrich (1951) chez des espèces néarctiques. Il est intéressant de relever que la réserve d'oiseaux mâles paraît plus importante que celle des femelles; on en trouvera une confirmation au chapitre VI.

La surface du territoire a été mesurée chez le Merle par Snow (1958*b*): 20 a., Lind (1955): 18 a., Jackson (1954): 40 a., Epprecht (1946): 50 a. Ces dimensions concernent toutes des territoires urbains, les territoires ruraux et forestiers étant généralement sensiblement plus grands. Les nombres cités plus haut montrent clairement l'extrême exiguïté des territoires d'Imede mesurant en moyenne 14 a.

Il est intéressant de constater que les territoires du nord-ouest dans le parc étudié sont tous particulièrement petits: 6-8 a., alors que ceux du sud sont sensiblement plus grands: 20-30 a. Cette différence de surface peut être mise en parallèle avec les considérations suivantes. La région nord-ouest a une végétation très variée (voir fig. 4) formée de grands arbres et de nombreux buissons d'essences diverses, offrant d'une part d'abondants couverts et d'autre part de multiples emplacements de nidification. Les ressources alimentaires sont excellentes, car en plus de la nourriture « naturelle », les oiseaux disposent de plusieurs composts, plates-bandes et arbres fruitiers. La région sud a des caractéristiques

différentes (voir fig. 3). Les petits buissons sont rares, c'est-à-dire qu'entre le sol et 2 mètres de hauteur il n'y a pas de végétation, alors que dans le secteur précédent, le champ visuel est partout arrêté par des buis, laurelles etc. La nourriture est purement « naturelle ».

Cette comparaison permet les conclusions suivantes. Le territoire du Merle doit contenir des emplacements de nidification et une certaine quantité de végétation buissonnante. Cette dernière offre au Merle des couverts qui lui permettent d'échapper à la vue et également de se nourrir. L'oiseau pâture aussi sur des terrains découverts, pelouses, prés, mais d'après mes observations, surtout à l'aube et au crépuscule. Pendant la journée, c'est plutôt parmi les feuilles mortes et dans les endroits ombragés qu'il recherche à manger. Le territoire ou ses environs immédiats doit donc fournir au Merle une certaine fraction de sa nourriture. Enfin, si les territoires du nord-ouest sont si restreints, c'est également à cause des grands arbres qui s'y trouvent. Le Merle consacre certains moments de la journée à la toilette, au repos, ceci sur son territoire, sans être dérangé. Il doit donc disposer d'endroits abrités et comme il vit dans un espace à trois dimensions, il lui faut un certain volume minimum de végétation. Si les arbres du nord-ouest ne dépassaient pas 4 ou 5 mètres, les territoires seraient certainement plus grands.

Chapitre III

LA NIDIFICATION

1. Emplacement du nid

Les Merles qui recherchent un emplacement pour le nid ont un comportement particulier que j'ai eu l'occasion d'observer à 29 reprises, chez 22 couples. Le plus souvent, l'oiseau monte dans les branches de l'arbre, inclinant sa tête à droite et à gauche en donnant l'impression de chercher quelque chose. Pendant ces déplacements, toujours de bas en haut, le Merle s'arrête dans certaines enfourchures. Il s'y accroupit, puis continue de monter. Mais dans certaines bifurcations, il s'attarde et, accroupi, tourne en rond sur lui-même, comme lors de la construction du nid.

Cette attitude a été observée dans les 5 cas où l'emplacement du nid coïncidait avec l'un des sites visités.

L'un des couples (♂ 3551, ♀ 3523) manifesta une prédilection pour les maisons: le 20 mai 1961, le couple explore volets, balcons et cheneaux, mais le nid sera construit sur un hêtre. Le 21 mars 1962, la même femelle visite les mêmes lieux, se « nichant » entre autres sur le sommet du volet $K9_2$. Mais là encore, le nid est construit ailleurs: sur un épicéa. Le 10 avril, même manège, mais cette fois le nid est établi sur le volet $K9_2$. Ce nid abritera 2 nichées successives.

Je relève ici encore deux observations particulières: le 29 mars 1960, la ♀ 3462 commence la construction d'un nid ($G2_{11}$) au sommet d'un thuya. Pendant qu'elle porte des brindilles au nid, elle cherche visiblement un autre emplacement de nidification, et ceci, non seulement dans le thuya, mais également dans les arbres environnants. Le lendemain, ce comportement curieux a cessé et le nid est extérieurement presque fini. La deuxième observation concerne la ♀ 4361. Cette dernière vole sur place devant un mur le 23 mars 1961. Elle tient dans son bec des brindilles et inspecte les trous du mur. J'ai l'impression que la construction du nid est commencée, mais il n'en est rien. Le lendemain cette femelle cherche un emplacement pour nicher dans un autre secteur, où elle construit un nid le 3 avril.

Les deux sexes participent inégalement à ce travail de prospection et les 29 observations peuvent se répartir de la manière suivante:

— Dans 21 cas, la femelle a recherché seule l'emplacement du nid. Dans 17 de ces cas, le mâle s'est totalement désintéressé de l'activité de la femelle (ayant été inactif ou invisible) et dans 4 cas, il a suivi cette dernière, mais sans toutefois participer à l'exploration.

— Dans 3 cas, c'est le mâle qui a prospecté seul les arbres, la femelle n'ayant pris aucune part active à ce travail.

— Dans 5 cas, les deux conjoints ont recherché ensemble un site approprié pour nicher. Dans un cas, c'est le mâle qui a dirigé les opérations, dans 2 cas, c'est au contraire la femelle; et enfin dans les deux derniers cas, aucun des deux partenaires n'a été dominant sur l'autre.

La femelle prend donc une part nettement prépondérante dans la recherche d'un emplacement de nidification.

Etudiées en fonction de la saison de reproduction, les 29 observations se répartissent ainsi: 22 observations en mars-avril et 7 observations en mai-juin. Etant donné que j'ai observé autant en mai-juin qu'en mars-avril, j'en déduis qu'un couple de Merles consacre davantage de temps à la recherche d'un emplacement pour nicher au début du printemps qu'au milieu ou en fin de saison.

Dans certains cas, c'est l'ancien nid qui est réutilisé pour nicher. Ainsi, sur 301 nids directement observés, 8 ont abrité une deuxième ponte; ce qui représente 3% et un neuvième a même reçu 3 pontes successives. Lorsque la femelle s'apprête à déposer sa deuxième ponte dans le même nid, elle aménage quelque peu ce dernier, en y déposant du matériel frais. L'issue de ces divers nids est indiquée dans le tableau 2.

Tableau 2.

Issue des nids utilisés plus d'une fois pendant la même saison.

1re ponte		Issue	2e ponte	Issue	3e ponte	Issue
$M6_1$	1959	Prédation	$M6'_1$	Prédation		
$L6_{13}$	1959	Réussi	$L6'_{13}$	Jeunes aband.		
$F7_{12}$	1959	Oeufs aband.	$F7'_{12}$	Réussi		
$E6_1$	1959	Oeufs aband.	$E6'_1$	Réussi		
$G10_{16}$	1961	Réussi	$G10'_{16}$	Prédation		
$B9_{15}$	1962	Prédation	$B9'_{15}$	Prédation		
$K9_2$	1962	Réussi	$K9'_2$	Réussi		
$D6_{14}$	1962	Prédation	$D6'_{14}$	Prédation		
$N5_6$	1962	Prédation	$N5'_6$	Prédation	$N5''_6$	Prédation

Dans les nids $B9_{15}$ et $B9'_{15}$, les œufs ont été pondus par deux femelles différentes associées au même mâle.

Un dixième cas, bien singulier, a été observé. Le 25 juin 1962, la nichée $F8'''_{12}$ de la ♀ 3932 a été détruite par un Rongeur. Or, le 6 juillet, cette femelle couve dans le nid $F8_3$ que j'ai découvert le 12 juin. A cette date, ce dernier avait été abandonné en cours de construction et la femelle couvait dans le nid $F8'''_{12}$. La ♀ 3932 a donc entrepris la construction du nid $F8_3$ qu'elle a rapidement abandonné. Elle a ensuite niché en $F8'''_{12}$, où les jeunes ont été détruits le 25 juin. A la suite de cet échec, cette femelle a terminé son ancien nid $F8_3$ et y a déposé une nouvelle ponte.

Il ressort de ces exemples que la réutilisation d'un nid ne dépend pas de l'issue de la première ponte.

Le nid le plus bas a été construit contre une souche de robinier, à 30 cm. du sol; alors que le nid le plus élevé se trouvait sur une

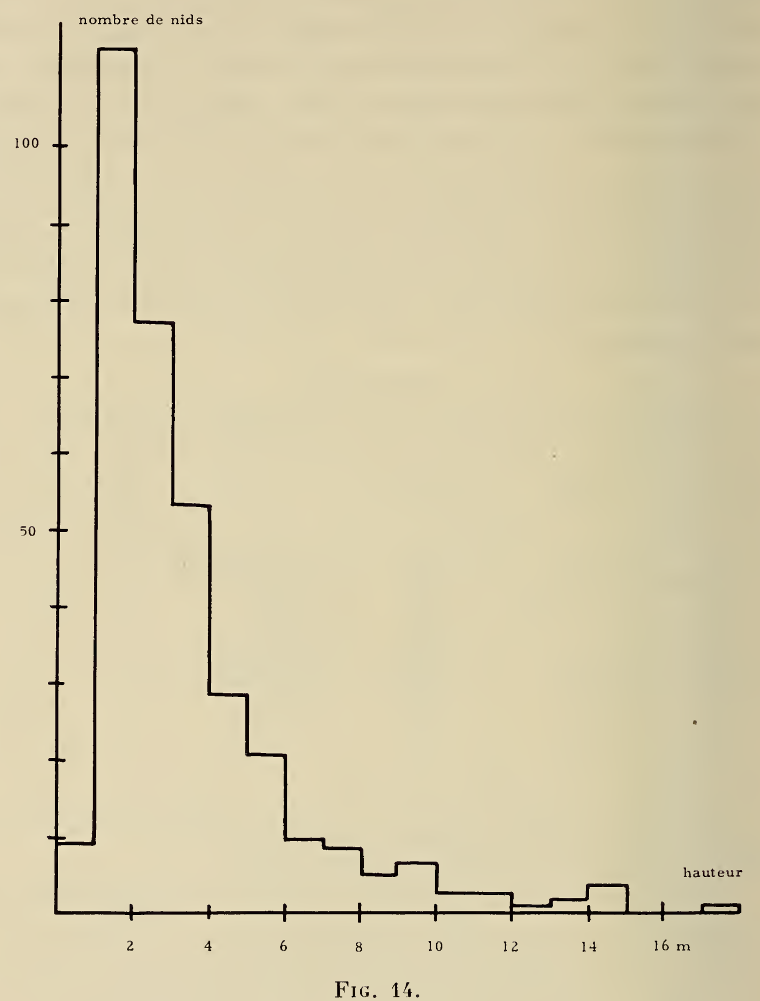


Fig. 14.
Répartition des nids en fonction de la hauteur.

branche horizontale d'épicéa, à 18 m. de hauteur. La figure 14 montre la répartition de tous les nids et fait clairement ressortir que plus de la moitié se trouvent construits entre 1 et 3 m. Cette

constatation est valable aussi bien pour la période mars-avril que pour mai-juin (voir tableau 3). Le Merle a donc tendance a nicher bas, même si les grands feuillus lui offrent en juin de nombreuses autres possibilités.

TABLEAU 3.

Répartition de la hauteur des nids en mars-avril et mai-juin.

Hauteur	Nombre de nids		Total
	en mars-avril	en mai-juin	
0 - 1 m	5	4	9
1,1- 2 m	62	52	114
2,1- 3 m	38	40	78
3,1- 4 m	24	30	54
4,1- 5 m	10	19	29
5,1- 6 m	14	7	21
6,1- 7 m	3	7	10
7,1- 8 m	2	6	8
8,1- 9 m	1	1	2
9,1-10 m	4	4	8
10,1-11 m	1	2	3
11,1-12 m	1	2	3
12,1-13 m	0	1	1
13,1-14 m	1	1	2
14,1-15 m	2	2	4
18 m	1	0	1
Total:	169	178	347
Moyenne:	3,8 m	4,1 m	

Plus de 30 espèces végétales ont été utilisées, dont voici la liste par ordre d'importance.

Espèces à feuilles persistantes

	Total	mars-avril	mai-juin
Epicéa (*Picea abies*)	53	37	16
Lierre (*Hedera helix*)	37	27	10
Buis (*Buxus sempervirens*)	23	15	8
Houx (*Ilex aquifolium*)	22	12	10
Thuya (*Thuya orientalis* et *Chamaecyparis obtusa*)	18	12	6
If (*Taxus baccata*)	12	9	3

Espèces à feuilles persistantes

	Total	mars-avril	mai-juin
Laurelle (*Prunus laurocerasus*) . .	10	6	4
Pins (*Pinus sylvestris* et *P. griffithii*)	6	4	2
Chèvrefeuille luisant (*Lonicera nitida*)	2	2	0
Conifère exotique	1	0	1
Total des nids	184	124	60

Espèces à feuilles caduques

Charme (*Carpinus betula*)	28	3	25
Marronnier (*Aesculus hippocastanum*)	19	4	15
Erable plane (*Acer platanoides*) . .	18	6	12
Tilleul (*Tilia sp*)	12	2	10
Sureau noir (*Sambucus nigra*) . .	9	1	8
Ronce (*Rubus ulmifolius*)	8	1	7
Hêtre (*Fagus silvatica*)	8	0	8
Kerria (*Kerria japonica*)	7	3	4
Forsythia (*Forsythia suspensa*) . .	5	3	2
Orme (*Ulmus glabra*)	5	0	5
Cytise (*Laburnum sp*)	4	1	3
Peuplier (*Populus sp*)	4	2	2
Vigne vierge (*Parthenocissus quinquefolia*)	4	0	4
Frêne (*Fraxinus excelsior*)	3	0	3
Bouleau (*Betula pendula*)	3	1	2
Tulipier (*Liriodendron tulipifera*) .	2	0	2
Glycine (*Wistaria sinensis*) . . .	2	0	2
Feuillu exotique	2	1	1
Robinier (*Robinia pseudacacia*) . .	1	1	0
Mélèze (*Larix decidua*)	1	1	0
Magnolia (*Magnolia sp*)	1	0	1
Chêne (*Quercus sp*)	1	0	1
Poirier (*Pyrus communis*)	1	0	1
Lilas (*Syringa vulgaris*)	1	0	1
Total des nids	149	30	119

En outre, certains nids ont été construits sur d'autres supports. C'est ainsi que 8 ont été édifiés contre des bâtiments (sur des volets, sous des balcons et sur des poutres), et un dans un trou de mur.

Comme on pouvait s'y attendre, à cause des meilleurs couverts, les Merles nichent principalement en mars-avril sur les Conifères

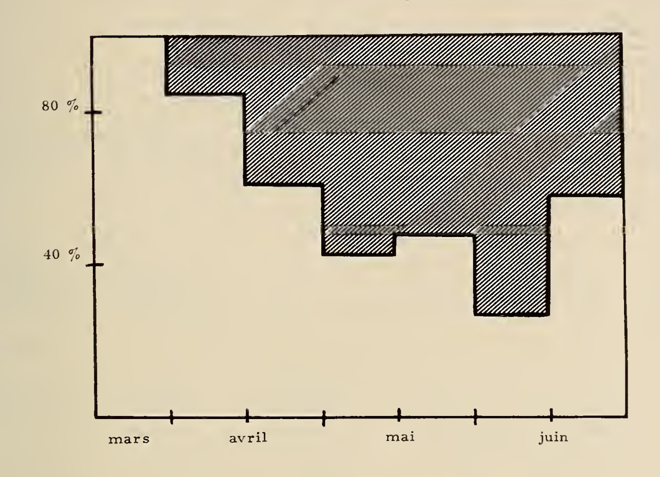


Fig. 15.

Répartition des nids sur les essences à feuilles persistantes (portion inférieure du graphique) et à feuilles caduques (portion supérieure).
Les nids sont classés en fonction de la date du premier œuf pondu.

(surtout l'épicéa). Mais ils utilisent aussi beaucoup le lierre qui recouvre les murs et les troncs. Par contre en mai-juin, ils fréquentent plutôt les feuillus, sans délaisser pour autant les essences à feuilles persistantes (voir fig. 15).

2. Construction du nid

Le nid est construit uniquement par la femelle. Le mâle accompagne tout au plus la femelle pendant les nombreux déplacements que nécessite la construction. La durée de cette construction, est difficile à déterminer avec précision. En effet, si le début de l'édification d'un nid peut être constaté facilement, il n'en va pas de même pour la fin: lorsque le nid semble terminé, la femelle apporte encore souvent des radicelles ou autres matériaux, ceci toutefois de moins en moins fréquemment surtout pour le début de la période

de reproduction, moment où les nids sont construits le plus lentement. Un couple met en moyenne 8 jours pour construire son premier nid de la saison, les limites extrêmes observées étant: 4 et 14 jours. Le premier œuf est généralement pondu 3 jours après la fin de la construction du nid, les cas extrêmes étant: 0 et 8 jours (voir tableau 4). A partir de fin mai, la construction est accélérée et ne dure souvent que 2 à 4 jours, le premier œuf étant pondu sitôt le nid terminé.

Tableau 4.

Caractéristiques concernant la construction et la ponte des premiers nids de la saison de reproduction.

Début de la construction	Fin de la construction	Durée de la construction	1er œuf	Intervalle: nid fini–1er œuf	Durée: début construction –1er œuf
15 mars	24 mars	9 jours	26 mars	2 jours	11 jours
20 »	26 »	6 »	29 »	3 »	9 »
	29 »		30 »	1 »	
21 »	29 »	8 »	1 avril	3 »	11 »
17 »	31 »	14 »	2 »	2 »	16 »
19 »	2 avril	14 »	2 »	0 »	14 »
26 »	1 »	6 »	3 »	2 »	8 »
26 »	2 »	7 »	4 »	2 »	9 »
26 »	3 »	8 »	4 »	1 »	9 »
29 »	2 »	4 »	5 »	3 »	7 »
	31 mars		6 »	6 »	
29 »	6 avril	8 »	7 »	1 »	9 »
25 »	30 mars	5 »	7 »	8 »	13 »
	2 avril		8 »	6 »	
25 »	7 »	13 »	9 »	2 »	15 »
30 »	5 »	6 »	9 »	4 »	10 »
	7 »		10 »	3 »	
28 »	7 »	10 »	10 »	3 »	13 »
4 avril	9 »	5 »	14 »	5 »	10 »
30 mars	8 »	9 »			
31 »	6 »	6 »			
Moyenne:		8,2 jours		3,0 jours	11,0 jours

L'intervalle de temps séparant la destruction, l'abandon ou la réussite d'une couvée et le premier œuf du nid suivant est une caractéristique intéressante à étudier. A cet effet, j'ai réparti tous ces « intervalles » en 3 groupes: ceux d'avril, de mai et de juin. Si par exemple un nid a été détruit le 27 mai et que le premier

œuf du nid suivant a été pondu le 5 juin, cet intervalle de 9 jours est classé avec ceux de juin. La valeur de cette variable est la suivante :

avril	11 jours	(moyenne de 31 cas)
mai	10 »	(» de 31 »)
juin	9 »	(» de 11 »)

Cette décroissance est faible et non assurée statistiquement. Cependant « l'accélération reproductrice » est nettement plus intense au vu des constatations suivantes : la proportion des nids abandonnés en début de saison est plus élevée que vers la fin (voir p. 868). Ainsi, sur les 31 « intervalles » d'avril, 21 succèdent à des nids abandonnés, alors que parmi les 11 « intervalles » de juin, aucun ne succède à un nid abandonné.

L'étude en fonction de l'issue du nid précédent a donné les résultats suivant :

Nid primitif abandonné avant la ponte	intervalle 10,5	jours	(11 nids)
Nid primitif abandonné avec des œufs	» 11	»	(17 »)
Couvée primitive détruite par prédation	» 10	»	(34 »)
Couvée primitive réussie	» 7,5	»	(5 »)

Que la couvée ait été abandonnée ou qu'elle ait été détruite par un prédateur, la femelle pond donc en moyenne 10 à 11 jours plus tard le premier œuf. Par contre, lorsque la couvée a réussi, la femelle semble nicher à nouveau avec plus d'empressement.

3. De la ponte a l'éclosion

La femelle dépose généralement ses œufs à un jour d'intervalle, que la ponte complète comporte 2 ou 5 œufs. J'ai observé une seule exception, relative à une ponte de remplacement en 1959 : les 3 œufs du nid $E6_1$ ont été pondus entre le 19 et le 23 mai, soit à 2 jours les uns des autres. Le 22 au matin, les deux premiers étaient relativement froids, mais la femelle avait dû passer la nuit sur le nid.

Pendant la période de ponte, la femelle couve (?) de plus en plus assidûment et l'incubation ne commence véritablement qu'à

partir du dernier ou de l'avant-dernier œuf. L'incubation ne commence donc pas à un moment précis. Pour la détermination de sa durée, j'ai admis que l'oiseau couvait depuis la ponte de l'avant-dernier œuf. Sa durée oscille entre 12 et 14 jours, avec une moyenne de 12,7 jours (15 déterminations précises). Ce nombre est un minimum et ne tient pas compte des moments passés par la femelle sur le nid pendant la ponte. Le mâle ne couve pas, mais je l'ai observé à 2 reprises sur le nid, alors que ce dernier contenait des œufs, les 11 juin 1959 et 14 juillet 1960. Il avait les pattes sur le rebord et la poitrine affaissée dans la coupe, vraisemblablement au contact des œufs. Je n'ai vu les deux mâles dans cette position que quelques secondes, mais je ne sais depuis combien de temps ils y étaient.

Le mâle et la femelle mènent une vie indépendante pendant la couvaison. La femelle quitte périodiquement le nid pour aller se nourrir et faire sa toilette. Dans certains cas, le conjoint la suit et l'accompagne dans ses déplacements, comme lorsqu'elle construit, mais moins régulièrement. A une exception près, le 8 juin 1959, je n'ai jamais vu le mâle nourrir la femelle sur le nid.

A l'incubation succède l'éclosion qui peut débuter aussi bien tôt le matin (6 h. 30) qu'en fin de journée (18 heures). Les jeunes ne naissent en général pas simultanément, mais un intervalle variant entre quelques heures et 2 jours sépare l'éclosion du premier de celle du dernier jeune. Voici 3 exemples:

1. Nid $B3_2$ 1960: ponte complète: 4 œufs, dont 2 inféconds.
15 juin, 1715: 2 jeunes venant d'éclore, encore mouillés.

2. Nid $F8_{12}$ 1960: ponte complète: 4 œufs.
9 juin, 1830: 3 œufs et 1 jeune de quelques heures.
10 juin, 0700: 2 œufs et 2 jeunes.
11 juin, 0615: 1 jeune en train d'éclore et 3 jeunes.

3. Nid $F7_{12}$, 1959: ponte complète: 4 œufs.
21 mai, 1715: 1 œuf et 3 jeunes de 2 jours.
22 mai, 0630: 3 jeunes et le dernier-né mort.

Je n'ai jamais trouvé la moindre trace de coquille dans le nid, même lorsque les jeunes venaient de naître (15 observations). La femelle enlève donc les fragments immédiatement après la naissance, tout comme elle élimine les petits morts d'inanition.

4. Nombre d'oeufs par ponte

A Imede, la ponte du Merle oscille entre 2 et 5 œufs, mais en comprend normalement 3 ou 4. L'examen de 156 pontes complètes est résumé dans le tableau 5 qui conduit aux constatations suivantes: les pontes à 5 œufs sont très peu nombreuses, même moins abondantes que celles à 2 œufs; par contre, les pontes à 4 œufs sont très fréquentes, puisqu'elles représentent le 57% de l'ensemble. En outre, le nombre d'œufs des premières pontes de la saison est un peu plus faible que celui des autres pontes (comprenant 5 deuxièmes pontes et 99 pontes de remplacement).

Tableau 5.

Distribution des pontes complètes.

Pontes à	Total		Premières pontes		Pontes de remplacement et deuxièmes pontes	
2 œufs	14	9,0%	4	7,7%	10	9,6%
3 œufs	43	27,6%	21	40,3%	22	21,1%
4 œufs	89	57,0%	22	42,3%	67	64,5%
5 œufs	10	6,4%	5	9,7%	5	4,8%
Nombre de pontes	156		52		104	
Ponte moyenne	3,61		3,54		3,65	

L'étude de la variation du nombre d'œufs par ponte présente dans cette population un grand intérêt. Je l'ai entreprise en fonction de l'époque de reproduction, de l'âge des femelles et d'autres caractères individuels.

Le tableau 6 montre la répartition des pontes pendant le printemps des années 1959-1962. Je dois préciser que le nombre de ces pontes est un peu inférieur à la réalité dès le mois de juin, car en 1961, j'ai dû arrêter les observations à cette date. Seuls les résultats du 1er avril au 15 juin peuvent être comparés et ce sont partout les moyennes mensuelles de 3,55; 3,68; 3,58 qui doivent retenir notre attention. Les différences entre ces nombres sont si faibles qu'elles ne permettent pas de conclure à une variation du

nombre d'œufs par ponte en fonction de la saison. Au contraire, elles suggèrent plutôt qu'il n'y a pas de variation.

TABLEAU 6.
Répartition des pontes complètes en fonction de la saison.

Période	Nombre d'œufs/ponte				Pontes	Oeufs	Moy.	Totaux mensuels		
	2	3	4	5				pontes	œufs	moy.
1-15 mars			1		1	4	4,00	5	19	3,80
16-31 mars		1	3		4	15	3,75			
1-15 avril	3	17	16	5	41	146	3,56	71	252	3,55
16-30 avril	5	6	17	2	30	106	3,54			
1-15 mai	1	8	23	3	35	133	3,80	60	221	3,68
16-31 mai	3	6	16		25	88	3,52			
1-15 juin	2	4	7		13	44	3,38	19	68	3,58
16-30 juin			6		6	24	4,00			
1-15 juillet		1			1	3	3,00			
Total	14	43	89	10	156	563	3,61			

J'ai examiné ces mêmes pontes à un autre point de vue. Elles ont été réparties en 2 catégories: dans la première se trouvent toutes celles provenant de femelles âgées d'un an et dans la deuxième, celles issues de femelles plus vieilles (de 2, 3 ans, etc.). Comme ces dernières sont nettement plus nombreuses, il s'avère nécessaire de comparer les pourcentages. Les résultats sont les suivants: *36 pontes de femelles d'un an*, qui se répartissent ainsi:

2 pontes à 2 œufs, soit le 5,5%
10 » à 3 » , soit le 27,7%
20 » à 4 » , soit le 55,6%
4 » à 5 » , soit le 11,2%

80 pontes de femelles plus âgées se répartissent ainsi:

6 pontes à 2 œufs, soit le 7,5%
24 » à 3 » , soit le 30,0%

46	»	à 4	»	, soit le 57,5%
4	»	à 5	»	, soit le 5,0%

Il ressort de ces tableaux que le nombre d'œufs par ponte ne semble pas dépendre de l'âge de la femelle. La fréquence des pontes de 3 et 4 œufs est particulièrement intéressante parce que basée sur des nombres relativement élevés. La ponte moyenne pour les femelles d'un an est de 3,72 œufs, pour les plus vieilles : 3,60 œufs. La figure 16 fait mieux ressortir les conclusions.

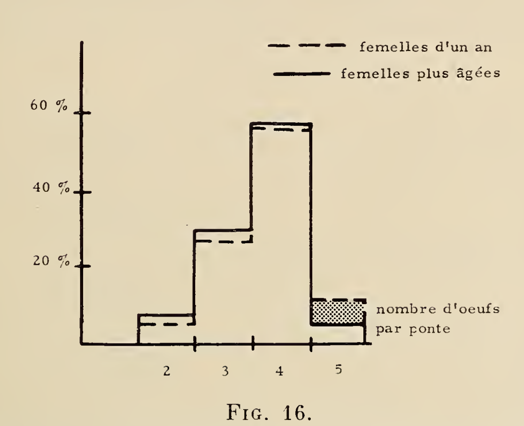


Fig. 16.
Répartition des pontes en fonction de l'âge des femelles.

Alors que certaines femelles ont effectué des pontes de nombre d'œufs constant, la majorité a fait preuve de variation. Je donne dans le tableau 7 les pontes de toutes les femelles dont j'ai observé au moins 4 pontes complètes.

L'examen de la variance des pontes de chaque femelle montre que les variations extrêmes sont réalisées par les ♀♀ 3481 et 3462, et les variations minimums par les ♀♀ 3932, puis 3561.

Ces résultats interviendront dans la discussion.

5. Discussion

La majorité des auteurs, tels Heyder (1931, 1953), Creutz (1933), attribuent le rôle déterminant au mâle dans le choix de l'emplacement de nidification, Steinbacher (1953) affirmant au contraire, que c'est la femelle qui choisit l'emplacement du nid. Mes observations montrent clairement que les deux sexes peuvent

effectuer cette exploration, mais que la femelle est nettement plus active que le mâle dans cette recherche.

Il est très difficile de connaître les raisons pour lesquelles une femelle se décide à utiliser un vieux nid. VENABLES (1952) ne trouve

TABLEAU 7.

Pontes complètes et variance de certaines femelles. (Les nombres en italique indiquent les pontes des femelles dans leur première année).

Femelles		Ponte moy.	Var.	Femelles		Ponte moy.	Var.
3561	1959: 4, 4, 4, 3, 4			3481	1959: 4, 4		
	1960: 4, 4, 4	3,9	0,12		1960: 5, 2	3,8	1,58
3482	1960: *4*			3461	1959: *3, 4, 3*		
	1961: 3, 4				1960: 2	3,0	0,67
	1962: 3, 3, 4, 4	3,6	0,29				
				3581	1959: 3, 4, 4		
3441	1959: 2, 4				1960: 4	3,8	0,25
	1960: 2, 2, 2, 3	2,5	0,70				
				3592	1960: *4, 4*		
3431	1959: *4*				1962: 3, 4	3,8	0,25
	1960: 3, 4, 3						
	1961: 3	3,4	0,30	3462	1960: *3, 2, 5, 3*	3,3	1,58
3932	1960: 4, 4			3942	1960: 4, 3, 4		
	1961: 4, 4				1961: 4	3,8	0,25
	1962: 4	4,0	0,00				
				3962	1960: 3, 4, 4		
3451	1960: 3, 4, 3, 4, 4	3,6	0,30		1961: 4	3,8	0,25
4351	1961: *4, 2*						
	1962: 4, 4, 4	3,6	0,80				

aucune explication. Pour SNOW (1958*b*), l'utilisation d'un vieux nid pour une seconde couvée est en rapport avec la première, la femelle ne déposant une seconde ponte que si la première a réussi. Le tableau 2 montre que cette affirmation ne s'applique pas à Imede, puisque 5 nids pillés ont été utilisés pour une seconde ponte. Il convient cependant de remarquer que le taux de réussite des nids utilisés deux ou trois fois, à savoir 32%, est supérieur à celui de l'ensemble des nids: 14%. Il est donc possible que l'oiseau fixe son choix sur un ancien nid parce que sa situation est particulièrement favorable. On pourrait également croire que c'est un gain

de temps dans la construction qui incite une femelle à pondre dans un vieux nid. Or, comme ce sont en moyenne 12 jours qui séparent l'issue de la ponte précédente du premier œuf de la suivante (donc déposé dans le même nid), cette supposition n'est pas fondée.

Comme durée moyenne de l'incubation, Glutz (1962) établit 12,8 jours pour l'ensemble de la Suisse, ce qui est donc semblable au résultat d'Imede: 12,7 jours.

Dans le parc étudié, le nombre d'œufs par ponte est en moyenne de 3,61, alors que dans le reste de la Suisse il atteint 4,10 (voir tableau 8). Cette importante différence, statistiquement significa-

Tableau 8.

Répartition des pontes de Suisse en fonction de la saison de reproduction.

	Pontes à					Nombre pontes	Moy.	Ecart type
	2	3	4	5	6			
1-15 mars . .	—	4	1	1	—	6	3,50	0,84
16-31 mars . .	—	19	41	6	—	66	3,80	0,64
1-15 avril . .	3	63	134	25	—	225	3,81	0,60
16-30 avril . .	8	53	124	74	2	261	4,08	0,52
1-15 mai . . .	3	17	76	111	6	213	4,47	0,74
16-31 mai . . .	1	13	38	56	1	109	4,33	1,06
1-15 juin . .	1	6	36	17	1	61	4,18	0,70
16-30 juin . .	—	9	17	7	—	33	3,94	0,70
1-15 juillet . .	—	3	11	3	—	17	4,00	0,61
16-31 juillet . .	—	3	2	—	—	5	3,40	0,55
1-15 août . .	—	—	1	—	—	1		
Totaux	16	190	481	300	10	997	4,10	0,91

tive, provient du fait que dans la population observée, les pontes à 5 œufs ne forment que le 6,4% alors, que dans l'ensemble de la Suisse elles forment le 30% (fig. 17). Ce nombre faible de 3,61 est caractéristique de la situation urbaine et de la structure de cette population. Heyder (1953) en Allemagne et Snow (1958 *a*) en Angleterre constatent le même phénomène. Dans ce dernier

pays, les pontes les plus faibles sont observées dans les parcs londoniens: 3,67 œufs. Dans les milieux urbains et suburbains en général, le même auteur trouve une moyenne de 3,78; dans le Jardin botanique d'Oxford: 3,84; à la campagne: 3,92 et enfin dans le

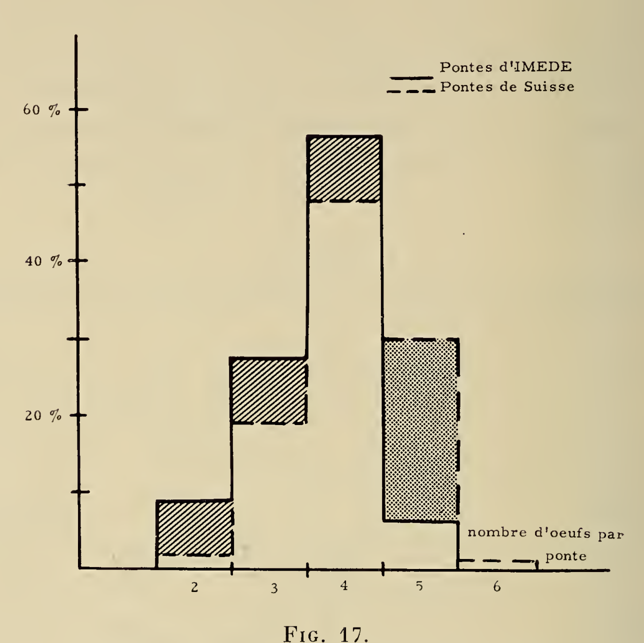


Fig. 17.
Répartition des pontes à Imede et en Suisse.

bois de Wytham, près d'Oxford, 4,10 œufs par ponte. Havlin (1963) relève des variations semblables en Tchécoslovaquie: 3,94 œufs par ponte dans les populations urbaines et 4,14 dans les populations forestières. En Belgique, Verheyen (1953) trouve une moyenne de 4,25 œufs; en Hollande, van't Sant (1921): 4,35 œufs; aux Shetland, Venables (1952): 4,32. La moyenne d'Imede est donc très faible.

A côté du biotope, Snow (1958*a*) cite encore les facteurs suivants influençant le nombre d'œufs par ponte: l'âge de l'oiseau, des caractéristiques individuelles de la femelle et les conditions météorologiques. L'influence de ces dernières n'a pas été étudiée. Par contre, j'ai montré que l'âge de la femelle ne jouait aucun rôle dans le nombre d'œufs par ponte, alors que Snow constate à Oxford

que les femelles d'un an déposent des pontes plus petites que celles qui sont plus âgées.

Dans le tableau 7, j'ai montré que la moyenne des variances du nombre d'œufs par ponte des femelles d'Imede est égale à 0,52. Calculée d'après Snow (1958*a*), la variance moyenne des femelles d'Oxford est de 0,94. Les variations du nombre d'œufs par ponte d'une femelle d'Imede sont donc plus faibles que celles d'une femelle d'Oxford.

Lack (1947, 1954) suppose que le nombre d'œufs par ponte correspond au nombre maximum de jeunes pour lesquels les parents peuvent trouver de la nourriture. C'est ainsi que la variation de ce nombre d'un pays à l'autre et au cours de la saison de reproduction serait fonction de la nourriture disponible. Lack constate que chez la majorité des Passereaux qui élèvent plus d'une couvée par an, le nombre d'œufs par ponte augmente de mars à mai-juin, puis diminue. Ce phénomène s'observe souvent aussi chez le Merle, comme l'ont décrit Mildenberger (1940) en Allemagne, Verheyen (1953) en Belgique, Snow (1958 *a*) en Angleterre, Glutz (1962) en Suisse et Havlin (1963) en Tchécoslovaquie.

La figure 18 montre la variation saisonnière du nombre d'œufs par ponte dans 4 populations différentes. La courbe d'Imede se distingue des 3 autres par deux particularités. Nous constatons que dans la population étudiée le nombre d'œufs par ponte est très faible; ensuite, l'absence de toute variation importante pendant le printemps. (Il convient de ne pas attacher trop d'importance aux valeurs de fin mars et fin juin, vu le faible nombre de pontes de cette époque). Nous pourrions expliquer ces observations en admettant que les ressources alimentaires disponibles pour l'élevage des jeunes sont insuffisantes pour nourrir de grandes nichées, de 5 jeunes par exemple.

Cependant, remarquons que la quantité de nourriture disponible semble en tous les cas suffisante pour le nombre de jeunes élevés, ce que montre la très faible mortalité par inanition au nid: 2 cas sur 53 jeunes éclos. On peut donc admettre, en ayant aussi à l'esprit les nombreuses sources de nourriture du parc, qu'il y aurait, et surtout pendant la période du printemps la plus favorable, de quoi nourrir de plus grandes nichées. Si celles-ci ne comportent malgré tout qu'un nombre de jeunes inférieur à ce que l'on observe ailleurs, d'autres facteurs que la nutrition doivent probablement

intervenir. Sans pouvoir le démontrer, je suggère que les faibles pontes de la femelle sont en relation avec la forte concentration d'oiseaux dans le terrain étudié. L'agitation continuelle créée par les combats, parades d'intimidation, multiples poursuites et autres déplacements pourrait fort bien retentir sur les fonctions reproductrices de la femelle et abaisser le nombre « normal » d'œufs par

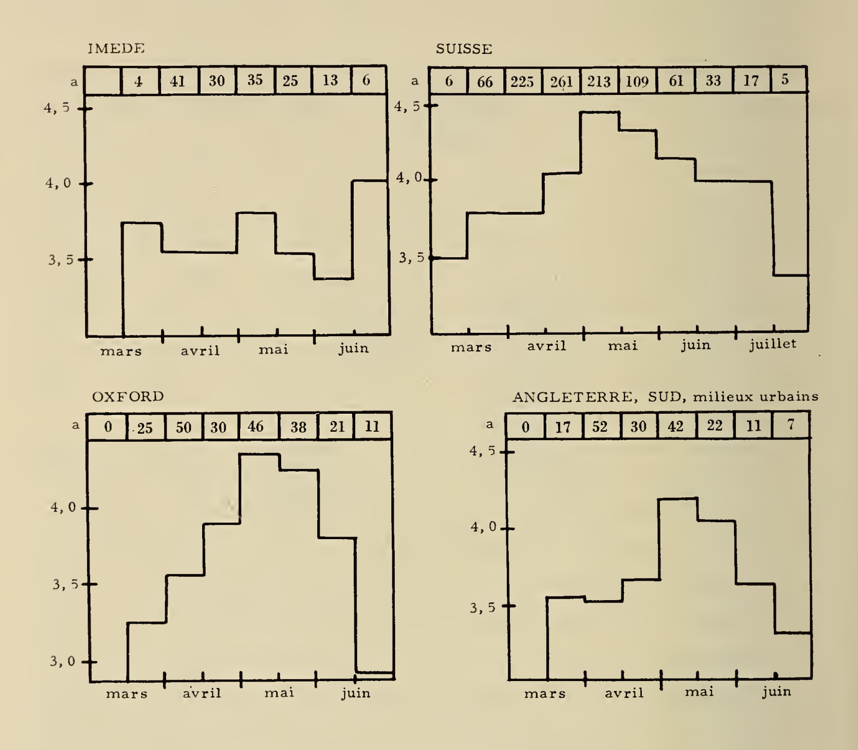


Fig. 18.

Variation du nombre d'œufs par ponte dans 4 populations différentes
a: nombre de pontes observées;
(Résultats d'Oxford et d'Angleterre d'après Snow 1958a).

ponte. Les couples ayant de grands territoires et chez lesquels l'agitation est par conséquent moins grande, sont malheureusement trop peu nombreux pour que nous puissions comparer leurs pontes avec celles des autres couples.

Mais il s'agit là bien entendu d'une hypothèse, qu'il serait nécessaire de vérifier.

Chapitre IV

ISSUE DES NIDS

1. Vue d'ensemble

Découvrir le maximum de nids a été une de mes préoccupations principales. Aussi les résultats de 1960 et 1962 peuvent-ils être considérés comme un reflet fidèle de la réalité, en représentant environ le 90% du total des nids qui ont été construits à Imede. Ceux de 1959 et de 1961 sont par contre un peu fragmentaires; 1959 a été la première année d'observation avec les tâtonnements et mises au point que cela comporte, et en 1961 j'ai dû m'absenter un mois.

J'ai rassemblé les nids trouvés pendant ces quatre années dans le tableau 9 en les répartissant en 6 catégories, définies de la manière suivante:

Tableau 9.

Répartition des nids en fonction de leur issue

	1959	1960	1961	1962	Total
Couvées réussies	7	10	5 (1)	6	28 (24)
Couvées détruites par prédateurs .	21	33	20	42	116
Couvées abandonnées	11	16	11	15	53
Nids abandonnés avant la ponte .	5	6	13	19	43
Couvées inobservables	13	19	24	18	74
Vieux nids	1	11	3	24	39
Total	58	95	76	124	353

1. *Couvées réussies:* nids dont un jeune au moins a pris un envol normal.

2. *Couvées détruites par des prédateurs:* nids dont le contenu (œufs ou jeunes) a été enlevé par un prédateur.

3. *Couvées abandonnées:* nids où la femelle a abandonné ses œufs.

4. *Nids abandonnés avant la ponte:* nids abandonnés par la femelle alors qu'ils ne contenaient pas encore d'œufs.

5. *Couvées inobservables:* nids, généralement haut placés, dont je n'ai pu observer le contenu.

6. *Vieux nids:* nids ayant été trouvés trop tard pour pouvoir connaître leur issue.

Comme l'illustre le tableau 9, le nombre de couvées réussies est extrêmement faible en comparaison du nombre de nids construits. Ce bilan est surprenant, surtout lorsqu'on connaît la grande abondance des Merles dans les quartiers suburbains. Cette remarque est également valable pour le terrain étudié où, pendant toute l'année, un nombre important d'adultes et de jeunes est régulièrement observé. La population d'Imede présente donc des caractéristiques très particulières que je vais mettre en évidence dans les paragraphes suivants. J'étudierai successivement les couvées réussies, détruites par prédation et abandonnées. Les vieux nids ne feront l'objet d'aucun commentaire spécial, alors que je vais faire les remarques suivantes concernant les couvées inobservables.

Ce groupe comprend 74 nids. Je puis affirmer, en m'appuyant sur divers recoupements, que le contenu de 40 d'entre eux a été abandonné ou détruit. Il reste donc 34 nids à issue incertaine, parmi lesquels il y a également eu des abandons et des pillages. Toutefois, un certain nombre d'entre eux a dû connaître une issue heureuse, spécialement en fin de saison. L'appréciation du nombre de ces nichées réussies, y compris celles que je n'ai jamais trouvées, est difficile à faire, mais j'évalue leur nombre à deux par an.

2. Couvées réussies

Les couvées réussies constituent la catégorie la plus faiblement représentée à Imede. J'en ai observé respectivement 7, 10, 1 et 6 dans les années 1959 à 1962. Le chiffre 1 de 1961 est à mettre en rapport avec mon absence en juin, et j'estime que j'en aurais trouvé 5 en observant jusqu'en juillet, nombre qui figure dans le tableau 9. Pour l'ensemble des autres années d'étude, j'arrive ainsi au total de 28 nids, soit 7 par an. A cette moyenne, il convient d'ajouter les réussites des couvées inobservables et des nids qui m'ont échappés: 2 par an. Il faut en outre tenir compte des vieux

nids, groupe dans lequel certaines couvées ont également dû connaître une issue favorable; admettons une par an. Ce sont donc environ 10 couvées qui ont annuellement réussi.

Essayons de préciser les facteurs dont dépend le développement normal, c'est-à-dire la réussite, d'une nichée.

L'emplacement dans telle ou telle partie du parc ne joue aucun rôle. Les nichées réussies sont en effet réparties un peu partout et leur densité relative, par rapport aux nids construits, est partout la même. L'étude en fonction de la situation du nid nous conduit par contre à des conclusions plus intéressantes. Les 24 nids observés peuvent être groupés comme suit:

9 construits sur des arbres à feuilles persistantes .	(tot. 186 n.)
11 construits sur des arbres à feuilles caduques . .	(» 141 n.)
4 construits contre des maisons	(» 8 n.)

Nous constatons une petite différence entre la proportion des couvées réussies de la première catégorie (4,8%) et celle de la seconde (7,8%). Cette variation s'explique par le fait que les couvées réussissent mieux en mai-juin qu'en avril. Comme en fin de saison les feuillus sont davantage fréquentés que les conifères, cette différence n'est guère surprenante.

Le taux de réussite dans les deux premières catégories est faible. Dans la troisième, par contre, il est nettement plus élevé. En effet, sur 8 nids construits contre les maisons, 4 ont donné des petits qui se sont envolés et les 4 autres pontes comportent un abandon et 3 nids inobservables; parmi ces derniers 2 ont certainement été abandonnés ou détruits. Les nombres en présence sont faibles, mais la conclusion néanmoins évidente: en construisant contre des maisons (sur des volets, stores), le couple augmente les chances de réussite de la couvée. La raison en est simple: les Corvidés et les Rongeurs ne se hasardent que rarement contre les façades des maisons et sous les balcons pendant la bonne saison. Peut-être y a-t-il également moins d'abandons.

Les femelles âgées ont-elles davantage de succès dans l'élevage de leurs nichées que les jeunes? Là encore, les données que nous pouvons confronter sont maigres, vu le faible nombre de couvées réussies; 5 de ces dernières ont été élevées par des femelles dans leur première année tandis que 11 autres l'ont été par des femelles plus âgées (et 8 par des femelles d'âge inconnu). Or ces nombres

correspondent exactement à la structure de la population qui comprend deux fois plus de vieilles femelles que de jeunes. L'âge ne joue donc probablement aucun rôle dans le taux de réussite des couvées. Y a-t-il d'autres facteurs individuels qui interviennent et qui favoriseraient certaines femelles ? Là encore, je répondrai négativement, puisque je n'ai observé que deux femelles ayant élevé avec succès 2 nichées dans leur existence. Les 20 autres nichées se répartissent toutes entre des femelles différentes, qui n'ont donc chacune mené qu'une couvée à bien, du moins à ma connaissance.

L'examen des couvées réussies dont j'ai connu le nombre d'œufs par ponte donne le résultat suivant :

1 ponte complète à 5 œufs
11 pontes complètes à 4 »
4 pontes complètes à 3 »
Moyenne : 3,81 œufs par ponte.

Remarquons que ce nombre est légèrement supérieur à la moyenne générale de 3,61. Il convient en outre de relever qu'aucune des 14 pontes complètes de 2 œufs n'a réussi, 7 ayant été abandonnées et les 7 autres détruites par des prédateurs. Mais ce qui est important, c'est de constater que les pontes à 4 et 5 œufs ont tout aussi bien réussi que les pontes à 2 et 3 œufs.

Examinons les couvées réussies en fonction de la période de reproduction. Elles représentent :

en avril . . .	4,6%	de l'ensemble des nids d'avril
en mai	18,6%	» » » » de mai
en juin . . .	32,3%	» » » » de juin

Les couvées réussissent donc mieux en fin de saison qu'au début. Comme le taux de prédation est relativement constant, cette augmentation du nombre des réussites est une conséquence de la diminution des abandons durant la période de reproduction.

Le tableau 10 montre le nombre de jeunes qui se sont envolés par rapport au nombre d'œufs pondus ; nous remarquons que 61 œufs ont donné naissance à 53 jeunes. Parmi ces derniers, 2 seulement sont morts au nid. Une couvée réussie a donc produit en moyenne 3,2 jeunes à l'envol. En reprenant notre estimation de 10 nichées réussies par an, ce sont donc 32 jeunes Merles qui ont été élevés avec succès.

3. Couvées détruites par des prédateurs

Cette catégorie de nids est la plus importante à Imede. En effet, plus de la moitié des nids ayant contenu des œufs ont été vidés par des prédateurs. Les traces laissées par ces derniers sont presque toujours insignifiantes. Dans la plupart des cas, les œufs ou les jeunes sont emportés et mangés ailleurs. Quelquefois cependant, ils sont consommés sur place et des débris peuvent demeurer dans le nid ou tomber à terre.

Tableau 10.

Taux d'éclosion et taux d'envol dans les nids réussis.

Année	Nid	Femelle	Ponte	Eclosion	Envol
1959	$L6_{13}$	3481	4	3	3
	$I8_{12}$		5	4	4
	$F7'_{12}$	3531	4	4	3
	$E6'_{1}$	3461	3	3	3
1960	$F7''_{12}$	3451	4	4	4
	$C2_{11}$	3561	4	4	4
	$N6_{7}$	3431	3	3	3
	$C7_{6}$	3482	4	2	2
	$B3_{2}$	3942	4	2	2
	$C9_{2}$		4	4	3
1962	$K9_{2}$	3523	3	3	3
	$K9'_{2}$	3523	4	4	4
	CO		4	4	4
	$O4_{6}$	4361	4	4	4
	$F8_{5}$	3842	3	2	2
	$D8_{10}$	3482	4	3	3
	16 nids		61	53	51

L'intensité de ces pillages est plus ou moins constante pendant la saison de nidification. En avril, c'est le 56% des nids ayant contenu des œufs qui a été pillé, en mai c'est le 63% et en juin le 52%. Ce qui se passe à fin juin et en juillet est difficile à observer. Il est probable qu'à cette époque le taux de destruction soit plus faible que durant les mois précédents.

Le contenu d'un nid peut être attaqué à n'importe quel moment de son développement. Pendant les périodes d'incubation et d'éclo-

sion, la probabilité de destruction reste constante. Elle est illustrée par la figure 19.

La même affirmation est peut-être valable pendant le nourrissage des jeunes au nid. Il convient cependant de remarquer qu'à cette époque, le nid est plus facilement repéré par les préda-

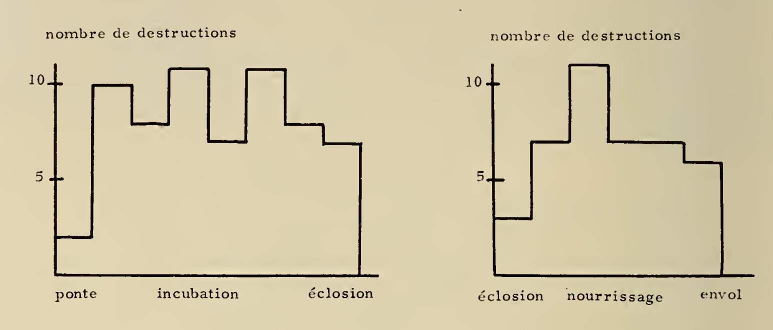


Fig. 19.
Intensité de la prédation pendant l'incubation ;
les résultats sont groupés 2 jours par 2 jours.

Fig. 20.
Intensité de la prédation pendant le nourrissage ;
les résultats sont groupés 2 jours par 2 jours.

teurs : il y a d'abord les allées et venues des parents et ensuite l'agitation provoquée par la distribution de la nourriture. La figure 20 montre la variation de l'intensité de la prédation pendant la période du nourrissage. Le minimum des deux premiers jours n'est pas obligatoirement un reflet fidèle de la réalité parce que la fin de la figure 19 et le début de la 20 doivent partiellement chevaucher. L'attaque des nids deux ou trois jours avant l'envol des jeunes provoque généralement la dispersion de ces derniers, dont certains échappent quelquefois à la mort. J'ai calculé le taux de destruction des couvées avant et après l'éclosion. Comme 75 d'entre elles ont contenu des jeunes et que par la suite 47 ont été détruites, le taux de destruction après l'éclosion est de 63%. Les pillages au stade « œuf » ont été au nombre de 69 et il faut considérer que 173 couvées ont contenu des œufs. Le taux de destruction avant l'éclosion est donc de 40%.

La différence est significative et suggère que les nombreuses allées et venues des adultes pendant le nourrissage permettent aux

prédateurs de repérer plus facilement le nid. En d'autres termes, sur 5 pontes, 2 sont détruites par des prédateurs et sur 5 nichées, il y en a 3 qui sont mangées.

4. Nids et couvées abandonnés

Les nids et couvées abandonnés par la femelle ont été également très nombreux, puisqu'il y en a au total 96. Ces abandons ont eu lieu pendant la construction du nid, pendant l'incubation ou pendant la période du nourrissage des jeunes. Ce dernier groupe ne comprend qu'un cas, qui se présente comme suit:

Le 18 avril 1962, la ♀ 4651 pond dans le nid $F7'_{12}$ le premier œuf. Le 3 mai, je constate que la ponte complète en comprend 4. Deux jours plus tard, j'observe la femelle couvant, de même que le 7 mai. Le lendemain, j'ai la surprise de trouver dans le nid 3 jeunes morts, non blessés et âgés de 3 jours. Observant dans les environs, je vois la femelle qui se déplace dans un marronnier, cherchant visiblement un emplacement pour nicher. Le mâle la suit. A un moment donné, elle sollicite l'accouplement, mais son conjoint ne réagit pas. Un autre mâle par contre s'approche et s'arrête à une certaine distance du couple qui, quelques instants plus tard, va pâturer dans une pelouse. Le 9 mai, la femelle entreprend la construction d'un nouveau nid et le premier œuf sera pondu le 13 mai.

Les nids abandonnés avant la ponte sont au nombre de 43. Peu nombreux en 1959 et en 1960, ils représentent par contre une proportion nettement plus grande en 1961 et 1962 (voir tableau 9). Je ne saurais dire si cette variation est un reflet fidèle de la réalité ou non. Ces nids ont été abandonnés à des stades très divers. Dans 2 cas, le nid a été abandonné 15 minutes après le transport des premiers matériaux. Dans 17 autres, sa construction a été achevée mais l'oiseau n'y a jamais déposé d'œufs. Enfin, dans 24 cas, la femelle a abandonné le nid pendant la période de construction, le laissant inachevé. Ces abandons, surtout fréquents en mars-avril, n'ont jamais été provoqués par la mort de la femelle. Cette dernière a en effet toujours été revue.

Les couvées abandonnées forment une catégorie de nids très caractéristique d'Imede. Elles sont relativement nombreuses et je vais les étudier à divers points de vue. En fonction de la saison,

les résultats sont les suivants (les pourcentages sont exprimés par rapport au nombre total de nids ayant contenu des œufs):

Couvées de mars:	1 abandon			
» d'avril:	34 abandons	représentant	39,6%	des nids d'avril
» de mai:	13 »	»	18,6%	» » de mai
» de juin:	5 »	»	16,1%	» » de juin

Une première conclusion s'impose: les femelles abandonnent principalement au début de la période de reproduction. A ce point de vue, le parallèlisme avec les nids abandonnés avant la ponte est évident.

On peut se demander si la femelle abandonne sa couvée à n'importe quel instant de la période d'incubation ou si au contraire, il y a des moments pendant lesquels elle délaisse plus facilement les œufs que d'autres. La figure 21 montre que les femelles abandonnent surtout pendant les premiers jours de la couvaison et pendant les derniers, juste avant l'éclosion.

L'âge des femelles ne semble guère intervenir dans ce comportement. La population se compose d'une femelle d'un an pour deux femelles plus âgées et parmi ces dernières j'ai dénombré 28 abandons contre 9 aux plus jeunes. Nous pouvons donc affirmer que les femelles d'un an ne sont pas plus sujettes aux abandons que les vieilles qui ont pourtant davantage d'expérience.

L'ensemble des abandons se répartit entre 32 femelles différentes, parmi lesquelles 19 n'ont abandonné leur couvée qu'une fois dans leur vie (du moins à ma connaissance), 10 ont abandonné 2 couvées, 2 ont abandonné 3 fois et enfin une 4 fois. Les cas de 3 et 4 abandons par femelle sont toujours échelonnés sur 2 ou 3 ans. C'est également souvent le cas lorsqu'il y a 2 abandons. Autrement dit, il n'y a pas, parmi ces différentes femelles, d'individus prédisposés davantage aux abandons que d'autres. Il s'agit au contraire d'un phénomène généralisé, concernant chaque année une douzaine de couples.

Ces abandons concernent presque exclusivement des pontes complètes. Examinés en fonction de cette dernière caractéristique, ils se répartissent ainsi: 7 pontes à 2 œufs, 14 à 3 œufs, 24 à 4 œufs et une ponte à 5 œufs. Or nous n'avons pas là une distribution semblable à celle constatée dans le tableau 5 du chapitre III. La figure 22 montre que les pontes complètes sont d'autant plus

facilement abandonnées qu'elles comportent moins d'œufs. Il est curieux de constater que la moitié des pontes complètes de 2 œufs a été abandonnée et que sur 10 pontes à 5 œufs, une seule ait subi le même sort. Aussi sommes-nous tentés d'établir un parallèle

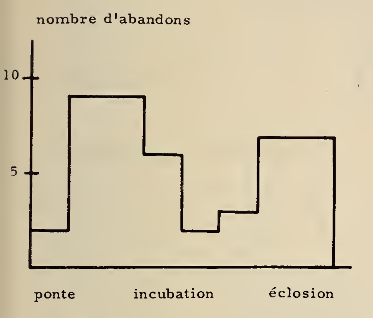




Fig. 21.
Répartition des couvées abandonnées en fonction du déroulement de l'incubation; les résultats sont groupés 2 jours par 2 jours.

Fig. 22.
Répartition des couvées abandonnées en fonction du nombre d'œufs par ponte.

entre ces abandons et cet autre phénomène singulier: le faible nombre d'œufs par ponte à Imede.

Pour résumer ce problème complexe, nous pouvons donc constater que ces abandons apparaissent essentiellement au début du printemps; moment où l'activité nidificatrice se développe. Ils sont surtout fréquents au début et à la fin de la période d'incubation et semblent affecter plutôt les pontes anormalement faibles de 2 œufs que celles à 5 œufs, par exemple. Le nombre de femelles concerné par ce phénomène est élevé et les femelles âgées sont tout autant sujettes aux abandons que celles qui sont dans leur première année.

5. Discussion

Le résumé des résultats précédents se présente de la manière suivante: sur 197 nids ayant contenu des œufs, 75 sont parvenus au stade de l'éclosion et 28 au stade de l'envol des jeunes. Autrement dit, le taux d'éclosion est de 38,0% et le taux d'envol de

14,2%. La comparaison de ces nombres avec les résultats d'autres ornithologues montre avec évidence combien les pertes sont considérables à Imede. Snow (1958*b*) a observé dans la population du Jardin botanique d'Oxford un taux d'envol de 50% (222 nids), Steinbacher (1941) dans le Jardin zoologique de Francfort 70,2% (45 nids) et au Tierpark d'Augsbourg (1953) 41,1% (56 nids). Ces trois populations, situées dans des parcs urbains comme celle d'Imede, ont donc un taux d'envol égal à trois ou cinq fois celui de cette dernière.

Les travaux basés sur l'examen de « cartes de nids » soulignent également les échecs particulièrement nombreux à Imede. C'est ainsi que Snow 1955*b*) arrive à un taux d'envol de 41% (1428 nids) en Angleterre, Verheyen (1953) à 61% en Belgique (750 nids) et Havlin (1963) à 66,6% en Tchécoslovaquie (846 nids). J'ai étudié les cartes de nids suisses de la Station ornithologique de Sempach de la manière suivante: comme peu de nids ont été suivis de la ponte à l'échec ou la réussite, j'ai pris en considération toutes celles qui mentionnent l'issue de la couvée quel que soit le stade du nid au moment de sa découverte. Ce procédé introduit une erreur en ce sens que les nichées réussies sont proportionnellement un peu plus nombreuses qu'en réalité et les échecs trop peu représentés. Cette erreur n'influence par contre pas l'étude comparative des totaux mensuels. J'arrive aux résultats suivants:

174 nichées réussies représentant	28,6%
345 couvées détruites par des prédateurs, soit .	56,7%
90 couvées abandonnées, représentant	14,7%

Constatons d'abord le grand nombre de couvées détruites par des prédateurs, représentant au minimum 56,7% de l'ensemble. L'importance de la prédation en Suisse est donc du même ordre de grandeur qu'à Imede: 58,5%. Sur le terrain étudié, nous pouvons donc considérer l'influence des prédateurs sur les couvées comme normale par rapport à l'ensemble de la Suisse. La figure 23 montre en outre que l'intensité de ces destructions, mois par mois, est relativement constante, tant à Imede que dans le reste de la Suisse.

Les remarques précédentes ne sont plus valables pour les couvées réussies et abandonnées. Les nichées réussies en Suisse, représentant un peu moins de 28,6% de l'ensemble des couvées, sont certaine-

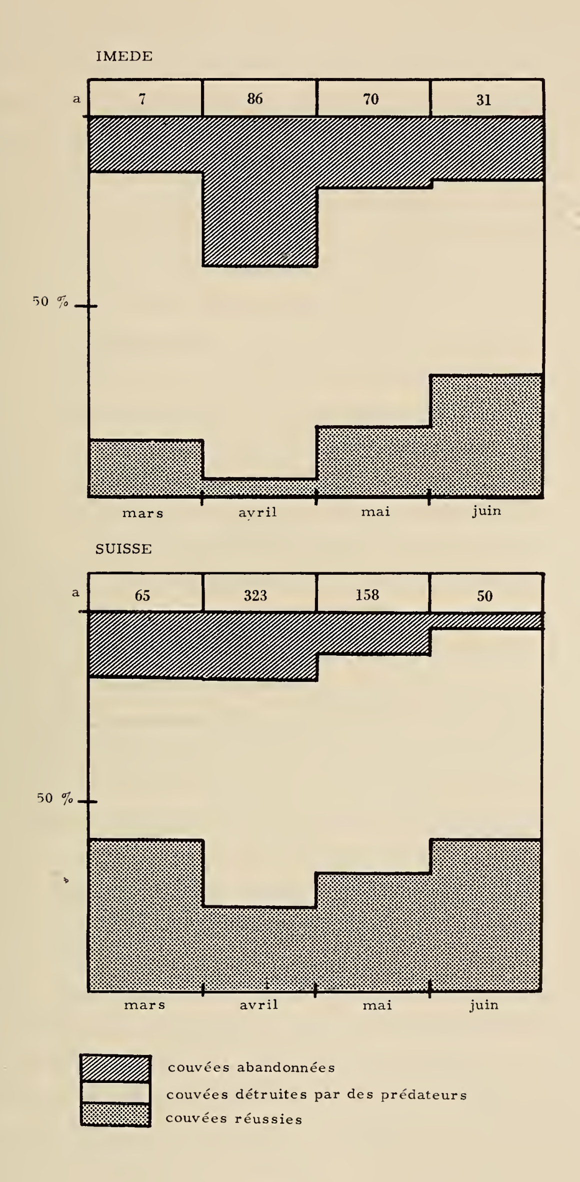


Fig. 23.

Importance relative des couvées réussies, détruites par des prédateurs et abandonnées à Imede et en Suisse.

a: nombre total de couvées observées

ment plus nombreuses qu'à Imede. Par rapport aux constatations faites à l'étranger les couvées réussies en Suisse représentent le pourcentage le plus faible: moins de 28,6% contre 41, 61 et 66,6% en Angleterre, Belgique et Tchécoslovaquie. [1] Comme nous l'indique la figure 23, la variation mensuelle du nombre des couvées réussies en Suisse est semblable à celle d'Imede. Relevons que les résultats de mars ne peuvent guère être comparés vu le faible nombre de couvées observées sur mon terrain. Dès avril, la proportion des nids réussis augmente régulièrement, mais plus rapidement à Imede qu'en Suisse. Sur le terrain étudié, elle passe de 4,6% en avril à 32,3% en juin, et en Suisse des valeurs maximums de 22,0 à 40,0%.

Alors que le nombre des couvées réussies augmente avec la saison de reproduction, celui des couvées abandonnées diminue au contraire. Ce phénomène s'observe aussi bien à Imede qu'en Suisse, et Snow (1955*b*, 1958*b*) l'a aussi constaté en Angleterre. Une importante différence réside dans le fait que dans la population que j'ai étudiée, les abandons sont plus nombreux et les réussites plus rares qu'en Suisse. Comme l'importance des pillages est à peu près la même à Imede que dans l'ensemble du pays, le faible taux de réussite est une conséquence du nombre élevé des abandons.

L'origine de ces abandons est difficile à préciser. Dans le cas de nids abandonnés avant la ponte, nous serions quelquefois tentés de penser que l'oiseau « se rend compte » que l'emplacement choisi n'est pas celui qui convient, d'où abandon de l'ébauche. Mais cette impression doit être écartée pour deux raisons: premièrement, les nids abandonnés sont généralement aussi bien placés que les autres, et ceci tant au point de vue du couvert que du support; deuxièmement, la femelle qui vient d'abandonner ne débute la construction du nid suivant que plusieurs jours plus tard. Cette deuxième constatation, la plus importante des deux, laisse clairement entrevoir l'intervention d'un rythme physiologique perturbé. Normalement, le cycle interne de la femelle appariée comporte les stades successifs suivants: choix d'un emplacement de nidification, construction du nid, ponte, incubation, nourrissage des jeunes. Cette dernière phase atteinte, le cycle est terminé et un deuxième peut aussitôt débuter. Quelquefois, le second cycle débute même

---

[1] Il serait téméraire d'affirmer que ces importantes différences correspondent effectivement à la réalité. Seule l'étude comparative des documents originaux permettrait de se prononcer.

avant la fin du premier, ce qui se traduit par le phénomène bien connu des nichées emboîtées (p. ex. HEYDER 1931; BERNDT 1931): à un moment donné, la femelle se désintéresse du nourrissage des jeunes au nid et commence immédiatement la construction d'un nouveau nid. Les œufs sont généralement déposés rapidement, car la durée des premières phases du nouveau cycle est réduite au strict minimum. Le seul cas d'abandon de jeunes, relaté à la page 867, est à ce propos très intéressant. Il est en effet possible que la femelle ait abandonné sa nichée parce que son rythme de reproduction interne était déréglé. Son comportement, le 7 mai, est celui d'un oiseau dont les jeunes viennent de s'envoler et qui se prépare à la ponte suivante. Dans son activité, la femelle aurait donc eu 10 jours d'avance, le temps de terminer le nourrissage des jeunes.

Or il arrive souvent que le déroulement normal de ces différentes phases soit brusquement interrompu par un facteur externe. Le plus fréquent est la destruction de la couvée. Tout recommence alors à zéro et l'étude des intervalles de temps au chapitre III a montré que 10 jours plus tard, la femelle en est généralement au stade de la nouvelle ponte. Mais j'ai montré, dans le même chapitre, qu'à la suite d'un abandon de la construction du nid le même stade de la ponte est atteint après 10,5 jours et enfin à la suite d'un abandon de couvée après 11 jours. Ces durées, pratiquement identiques, permettent de penser que les abandons sont provoqués par des facteurs externes qui obligent la femelle à recommencer le cycle au début, comme après l'intervention d'un prédateur.

Comment expliquer la décroissance du nombre d'abandons avec la saison? L'explication la plus plausible me semble être la suivante: les causes d'abandon doivent exister en permanence, puisque des couvées sont abandonnées pendant toute la période de reproduction. Ce qui doit varier, c'est la réceptivité de la femelle à ces causes d'abandon. Au début du printemps, le rythme interne se renforce graduellement et au fur et à mesure que la saison avance, sa stabilité augmente et affaiblit ainsi la réceptivité de la femelle aux facteurs perturbants.

La nature de ces facteurs qui déclenchent les abandons est difficile à connaître. Ce que je puis affirmer, c'est que ce n'est pas ma présence qui a pu influer sur le comportement des oiseaux. Comme je l'ai précisé dans l'introduction (p. 822), j'ai adopté dès le

début de mes observations de tels principes de prudence que l'explication doit être cherchée ailleurs. On pourrait par exemple imaginer que la grande agitation crée par la concentration des Merles et leur territorialité développée perturbe la couvaison des femelles à un point tel, qu'il suffit ensuite d'un facteur insignifiant pour qu'elles abandonnent leur couvée.

Chapitre V

PRÉDATEURS DES COUVÉES

1. Observations directes

Comme je viens de le montrer, le nombre de couvées détruites par des prédateurs est élevé à Imede, puisqu'il représente plus de la moitié des nids ayant contenu des œufs. Identifier les voleurs constitue un gros problème que l'observation ne résout que très partiellement et de manière peu satisfaisante.

Parmi les prédateurs observés, les Corvidés occupent la première place. J'ai noté en 1959 et 1960, 17 alarmes provoquées par la présence de Geais (*Garrulus glandarius* L.), 7 dues à des Pies (*Pica pica* L.) et 3 à des Corneilles noires (*Corvus corone* L.). Ces 3 espèces, dont la plus abondante est le Geai, nichent à Imede ou dans les environs immédiats. Leur nombre est relativement important, mais difficile à évaluer. Plusieurs couples de secteurs voisins viennent en effet à Imede, qui constitue au printemps un de leurs réservoirs de nourriture. J'ai constaté à plus d'une reprise que le Geai explore les arbres et leurs frondaisons, donnant l'impression très nette qu'il cherche des nids. Ce travail est effectué par des individus isolés ou par des couples. Alors que le 15 mai j'ai vu un couple de Merles résister (victorieusement ?) à une attaque de Pie, je n'ai pas observé de situation semblable vis-à-vis des 2 autres espèces. A deux reprises, j'ai observé un Geai venant de capturer un œuf et le transporter dans son bec et le 3 mai 1960 j'ai assisté au pillage d'un nid de Merle par une Corneille qui a emporté un petit d'environ 9 jours. Le Corvidé parti, la femelle a pâturé quelques instants, puis s'est remise sur le nid. La position de ce dernier ne m'a pas permis de savoir ce qu'il contenait encore.

La propriété d'Imede abrite une importante population de chats, essentiellement présents dans la moitié nord du secteur étudié. Les dégâts commis dans les nids d'oiseaux ne semblent pas aussi importants que ceux des Corvidés, mais ces carnivores capturent par contre de jeunes Merles et des adultes, jouant un rôle non négligeable dans l'équilibre de la population.

Dans cette série de prédateurs, il convient de citer un grand suspect: l'Ecureuil (*Sciurus vulgaris* L.). Je parle de suspect, parce que je ne l'ai jamais vu attaquer un nid d'oiseau. Et pourtant, ce rongeur a la réputation de ne pas dédaigner les œufs et les jeunes, ce qui va être confirmé à Imede. Je l'ai observé presque quotidiennement et le parc doit en contenir 3 ou 4 couples.

Dernière observation de prédateur éventuel: une Hermine (*Mustela erminea* L.) se réfugiant sous un gros tas de bois mort (en L3) le 18 avril 1960.

2. Procédé d'étude: l'œuf postiche

Dès le début de mes recherches à Imede, j'ai cherché un moyen permettant de connaître les prédateurs des couvées. C'est le 7 mai 1960 que M. le professeur H. A. Guénin et moi-même imaginons ensemble la méthode dite de « l'œuf postiche ». Ayant déjà décrit cette technique (Ribaut 1961), je ne ferai que la résumer. Des œufs de Merle sont vidés de leur contenu; par l'ouverture pratiquée à cet effet, j'introduis dans l'œuf un fil de nylon, puis de la paraffine fondue à chaud. En se refroidissant, la paraffine se solidifie et emprisonne le fil. J'obtiens donc un œuf qui est apparemment un œuf de Merle normal, mais dont l'intérieur contient de la paraffine. Cet œuf « postiche » est déposé dans un nid contenant une ponte et je le fixe au fond en employant le fil de nylon. Le prédateur qui attaque le nid, va manger ou emporter les œufs authentiques et vouloir faire de même avec l'œuf postiche. Comme ce dernier est immobilisé au fond du nid, le prédateur risque de s'acharner sur lui en le martelant de coups de bec si c'est un oiseau, en l'entamant avec ses dents si c'est un mammifère. La paraffine de l'œuf postiche ainsi malmené portera donc des traces, dont l'examen doit permettre l'identification du voleur. Ce procédé a en outre l'avantage de ne pas modifier le comportement des prédateurs, puisque l'adjonction de l'œuf postiche ne modifie en rien l'aspect ou les environs du nid.

Je vais maintenant montrer quels moyens ont été utilisés pour déterminer les prédateurs d'après les traces laissées sur les œufs postiches. Ces derniers peuvent être répartis en 2 catégories importantes. Dans la première, se trouvent tous les œufs qui ont été plus ou moins profondément rongés (fig. 24). Les traces sont alors presque toujours caractéristiques et provoquées soit par les 2 incisives supérieures, soit par les 2 incisives inférieures d'un rongeur. La deuxième catégorie contient les œufs qui ne portent aucune trace de dents (fig. 26 et 27). Il s'agit souvent d'œufs attaqués uniquement en surface. Les empreintes sont généralement peu profondes et si beaucoup n'ont pas de forme particulière, il y en a presque toujours une ou deux qui trahissent la présence d'un Corvidé: petit trou triangulaire provenant d'un coup de bec dans l'œuf, empreinte en v provoquée par la saisie de l'œuf entre les extrémités des deux mandibules. Ces deux groupes d'animaux, Rongeurs et Corvidés, constituent la quasi totalité des prédateurs des couvées.

Dans certains cas, l'identification du voleur pose un problème très ardu, parce que entre les œufs typiquement entamés par des Rongeurs et des Corvidés, il y en a dont l'auteur est plus difficile à reconnaître. Pour essayer de déterminer ces derniers avec sûreté, j'ai pris des crânes de Rongeurs et des becs de Corvidés avec lesquels j'ai créé des empreintes-type dans des pastilles de paraffine. Mais ces pastilles « modèles » se sont révélées beaucoup trop schématiques et artificielles à l'emploi et c'est la raison pour laquelle j'ai offert des œufs postiches à des Rongeurs et à des Corvidés en captivité, obtenant ainsi des « œufs postiches modèles » entamés par l'Ecureuil, (*Sciurus vulgaris* L.), le Loir (*Glis glis* L.), et la Corneille (*Corvus corone* L.).

Parmi les nombreux œufs postiches récoltés dans les nids de Merle et marqués par des Rongeurs, certains portent des traces très étroites, qui ne semblaient guère pouvoir être attribuées à l'Ecureuil. S'agissait-il de Mulots ou de Muscardins ? Le 16 avril 1962, je décidai de poser des trappes dans les 3 régions où sévissaient ces petits rongeurs: H5, C8 et E9. Le lendemain déjà, je capturais 2 Mulots (*Apodemus sylvaticus* L.) qui furent mis en élevage. Après deux jours de jeûne, ils me donnèrent de belles empreintes sur des œufs modèles, empreintes identiques à celles qui m'intriguaient (fig. 25).

Il est malheureusement impossible de distinguer entre elles les différentes espèces de Corvidés qui commettent des dégâts à

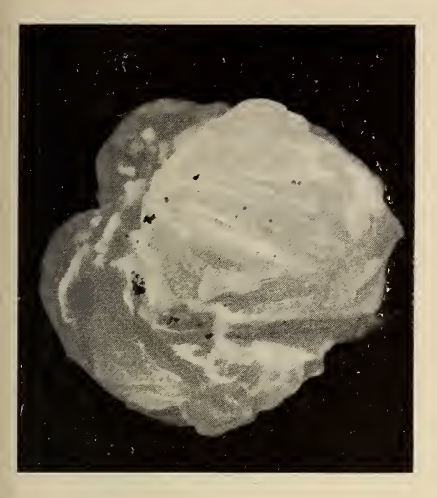


Fig. 24.
Oeuf postiche entamé par un Ecureuil (*Sciurus vulgaris*)

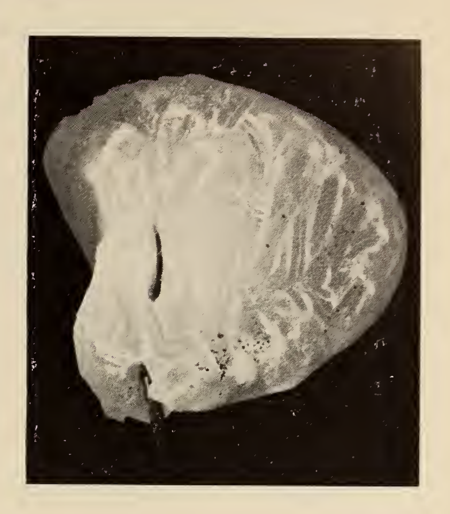


Fig. 25.
Oeuf postiche modèle, entamé par un Mulot (*Apodemus sylvaticus*) en cage.



Fig. 26.
Oeuf postiche entamé par un Corvidé, montrant les 2 empreintes laissées par les arètes d'une des deux mandibules.

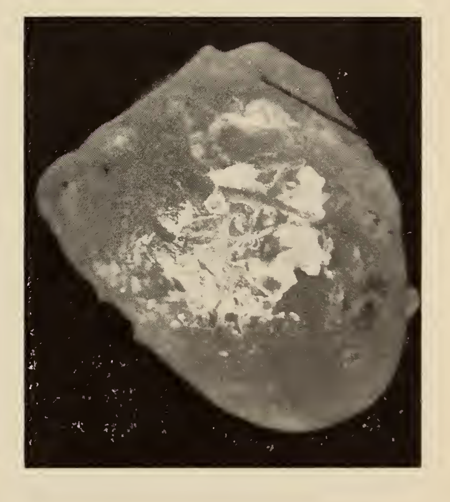


Fig. 27.
Oeuf postiche entamé par un Corvidé; dans ce cas, l'œuf a été martelé par l'oiseau.

Imede. Le problème se pose différemment chez les Rongeurs car leurs incisives supérieures forment des empreintes de largeur caractéristique lorsqu'ils les plantent dans la paraffine pour ronger avec les incisives inférieures. Mais il convient de bien mesurer la largeur des incisives supérieures, parce que les traces des incisives inférieures sont de largeur variable. L'écartement de leur extrémité libre est en effet variable et comme l'Ecureuil a des incisives inférieures particulièrement étroites, elles peuvent donner des traces de la largeur de celles du Mulot: 0,8 mm (voir aussi E. Mohr 1950). Pour identifier le prédateur, j'ai par conséquent mesuré à la loupe binoculaire la largeur des marques d'incisives supérieures sur les œufs postiches modèles et j'ai obtenu les grandeurs suivantes:

Ecureuil:	*Sciurus vulgaris* L. . . .	en gén.		1,8-2,2 mm
Loir:	*Glis glis* L.	»	»	1,5-1,6 mm
Mulot:	*Apodemus sylvaticus* L. .	»	»	0,8-1,2 mm

Certaines traces d'Ecureuil ou de Mulot peuvent être nettement plus larges, lorsqu'elles sont profondes. Mais comme ces Rongeurs ne ménagent en général pas leurs coups de dents, on peut se prononcer assez facilement sur l'identité du prédateur. Seuls cas vraiment insolubles: ceux où l'animal a tout mangé et ne laisse dans le nid que quelques miettes de paraffine !

3. Les résultats

Dès le mois de mai 1960, j'ai posé dans tous les nids occupés un œuf postiche, que le nid contienne des œufs ou des jeunes. Lorsque la ponte vient à être abandonnée, j'enlève les vrais œufs et laisse l'œuf postiche. Dans le cas où les œufs ou les jeunes ont été emportés, mais pas l'œuf postiche, je le laisse également dans le nid. Lorsque cet œuf postiche « isolé » vient à être attaqué, je le remplace par un nouveau. De cette manière, j'ai obtenu d'un seul nid jusqu'à 5 œufs entamés. Ces quelques explications permettent de comprendre la répartition des différents œufs postiches en 4 catégories.

La première comprend les œufs postiches provenant de nids attaqués alors qu'ils contenaient des œufs. La deuxième catégorie contient les œufs postiches provenant de nids attaqués alors qu'ils contenaient des jeunes. Dans la troisième, nous trouvons les œufs

postiches des nids anciens et qui étaient donc seuls au moment où un prédateur les a attaqués. Enfin, la quatrième catégorie, bien distincte des précédentes, est celle où l'œuf postiche, posé dans un nid inoccupé, n'a jamais été attaqué.

TABLEAU 11.

Résultats des nids attaqués par un prédateur, alors qu'ils étaient munis d'un œuf postiche.

Prédateurs	Nids avec			Total
	œufs Couvées	jeunes Nichées	anciens nids	
Corvidés	17	3	22	42
Ecureuil *Sciurus vulgaris* L. .	5	1	30	36
Loir *Glis glis* L.	—	—	1	1
Mulot *Apodemus sylvaticus* L.	—	—	6	6
Rongeurs sp (op emporté) .	7	2	15	24
Chat *Felis domestica* L. . . .	2	1	1	4
Hermine *Mustela erminea* L..	—	1	—	1
Oeufs postiches indéterminés	—	—	6	6
Oeufs postiches laissés intacts	7	18	35	60
Total	38	26	116	180

Les résultats des trois premiers groupes figurent dans le tableau 11 et je vais les commenter successivement.

1. Ce sont donc 38 pontes munies d'un œuf postiche qui ont été victimes de pillages. Chez 17 d'entre elles, l'auteur est un Corvidé, alors que chez 5 autres, c'est l'Ecureuil qui a mangé les œufs. Dans 7 cas, l'œuf postiche a été emporté, le fil de nylon ayant été sectionné. On peut raisonnablement attribuer ce travail à des Rongeurs plutôt qu'à des Corvidés et je pense que dans la plupart des cas il s'agit de l'Ecureuil. Deux nids ont été vraisemblablement pillés par un chat, mais comme ce dernier n'a pas laissé d'empreintes sur l'œuf postiche, je n'en ai pas la certitude. Enfin, 7 nids ont été vidés sans que les prédateurs ne touchent à l'œuf postiche. Concernant l'identité de ces voleurs, nous en sommes évidemment réduit à des suppositions. Il s'agit d'animaux qui ont renoncé à l'œuf postiche soit parce qu'ils ont senti qu'il s'agissait

d'un corps étranger, soit parce qu'ils ont été rendus méfiants par son immobilisation dans le nid. La première suppostion ne peut concerner que les Mammifères puisque l'odorat des oiseaux est peu développé alors que celui des Rongeurs par exemple, est un sens très important. La deuxième explication peut s'appliquer aussi bien à des Corvidés qu'à des Rongeurs, puisque les représentants des deux groupes emportent souvent leur butin pour le manger ailleurs.

Pour résumer, on peut donc affirmer que la prédation dans les couvées est due en grande partie aux Corvidés et que parmi les autres pilleurs, les Rongeurs occupent la place la plus importante, tout spécialement l'Ecureuil.

2. Les œufs postiches nous renseignent malheureusement beaucoup moins sur les prédateurs de jeunes oisillons. En effet, sur 26 œufs postiches présents dans des nids pillés, 18 ont été laissés intacts, le prédateur se contentant de manger les jeunes. Dans deux de ces nids, les jeunes étaient accompagnés d'un œuf infécond. Dans un cas, l'œuf infécond a été mangé, dans l'autre, il a été laissé intact, comme l'œuf postiche. Dans les 8 autres cas, le prédateur est connu: il s'agit de 3 Corvidés, 1 Ecureuil, 2 Rongeurs indéterminés, 1 Hermine et 1 chat. L'œuf postiche qui accompagnait ce dernier nid était intact après le rapt, et c'est la présence du félin sur les lieux du délit qui m'a permis de lui attribuer ce méfait. Nous ne sommes donc que très partiellement renseignés sur les prédateurs de jeunes oisillons et il faut reconnaître que dans cette catégorie, le procédé de l'œuf postiche est déficient.

3. Dans la troisième colonne du tableau 11 nous trouvons les résultats des œufs postiches posés dans des nids anciens, donc vides. Sur un total de 116 œufs déposés, 81 ont été attaqués et 35 sont restés intacts jusqu'à la fin de la saison. Parmi les 81 attaqués, 22 ont été entamés par des Corvidés et 30 par des Ecureuils; 6 œufs postiches ont été mangés par des Mulots et un par un Loir. Les 7 derniers nids correspondants étaient construits entre 1 et 2 m de hauteur, dans des secteurs à végétation plutôt dense: murs et arbres recouverts de lierre. Dans l'ensemble, les Rongeurs ont donc détruit 52 œufs postiches, contre 22 aux Corvidés. Cette proportion est assez surprenante par rapport à celle constatée chez les couvées: 12 Rongeurs et 17 Corvidés. Différents facteurs peuvent intervenir

pour l'expliquer et je pense que l'un des plus importants vient du fait que les Corvidés cherchent et trouvent les couvées surtout au début du printemps, où la végétation n'est pas encore très dense. L'activité des Rongeurs est davantage indépendante de la saison. Comme les œufs postiches ont été déposés dans des nids vides surtout en fin de saison, il n'est pas étonnant que les Rongeurs aient commis la majorité des dégâts.

Parmi les 35 œufs postiches qui n'ont jamais été attaqués, l'un est demeuré intact du 19 avril 1962 au 15 août de la même année, soit 113 jours. Le nid était dans un buisson de laurelle, relativement bien caché. Le record inverse est détenu par un nid placé dans un épais fourré d'if et dont l'œuf postiche a été attaqué dans les 24 heures par un Corvidé. Entre ces deux limites, nous trouvons tous les intermédiaires.

Les Corvidés, tout comme l'Ecureuil, ont exercé leurs destructions dans toutes les régions du parc. Il n'existe pas de secteur où les Corvidés ont effectué nettement plus de pillages que l'Ecureuil ou inversément. Et pourtant, ainsi que le montre le tableau 12, certains nids ont été systématiquement attaqués par des Corvidés, d'autres par des Rongeurs. L'explication est simple: les nids peu cachés, visibles de loin, sont facilement repérés par les Corvidés, puis pillés. L'exemple de plus caractéristique est celui du nid $N5_6$, placé dans une grosse enfourchure de troncs et visible à plus de 50 mètres. Les nids très bien dissimulés, par contre, échappent généralement à l'observation des Corvidés. Mais s'ils sont construits contre un tronc ou une branche importante, tels $N6_7$ et $C3_8$, lieu de passage de l'Ecureuil, ils ont néanmoins de fortes chances d'être pillés. L'exemple typique est celui du nid $F7_3$, situé sur une forte branche de Marronnier, invisible, même à 1 mètre, et qui a été visité 3 fois par un Ecureuil. Il est d'ailleurs possible que ce dernier ait passé plus de 3 fois par le nid, mais qu'il n'a pas toujours été suffisamment affamé pour goûter à l'œuf postiche.

La proportion d'œufs postiches placés dans d'anciens nids et qui n'ont jamais été attaqués augmente légèrement de mois en mois; autrement dit, le taux de prédation dans ces nids baisse quelque peu avec le déroulement de la saison. Cette diminution du taux de destruction s'explique par un ralentissement de l'activité des prédateurs ailés à partir du mois de juin et par la difficulté croissante à trouver les nids. Nous trouvons une autre preuve de

cette diminution de la prédation en comparant l'intervalle de temps séparant la pose d'un œuf postiche et sa destruction.

10,0	jours en avril	(13 nids)
12,3	» en mai	(20 »)
13,5	» en juin	(33 »)
14,8	» en juillet	(9 »)

Essayons de résumer ces différentes considérations en n'oubliant pas que les nids sur lesquels ont porté ces investigations ont été accessibles et que ce qui se passe dans les frondaisons peut être différent.

TABLEAU 12.

Issue des nids ayant contenu successivement plus de deux œufs postiches.
(les durées sont approximatives)

Nid	*Nids occupés* Issue	*Nids anciens* Durée (en jours) et prédateur du 2e o.p.	3e o.p.	4e o.p.	5e o.p.
$F8_8$	13.4 Prédation: Corvidé	5 Corv.	4 Rong.	2 Ecur.	3 Ecur.
$N6_7$	29.4 Ponte abandonnée	7 Rong.	7 Ecur.	10 Ecur.	Ecur.
$C3_6$	3.6 Aband. avant ponte	5 Corv.	9 { Corv. Ecur.	4 Corv.	6 Ecur.
$C3_8$	18.5 Prédation: Corvidé	6 Ecur.	5 Ecur.	18 Ecur.	
$H7_{12}$	3.6 Aband. avant ponte	2 Rong.	3 Rong.	10 Rong.	
$D6_{14}$	1.5 Prédation	34 Corv.	27 Corv.	18 Mulot	
$B9_{15}$	28.4 Prédation	3 Corv.	{ *nichée:* Corv.	23 Loir	
$F7_3$	6.6 Abandon, car ♀ tuée	8 Ecur.	Ecur.		
$F7'_{11}$	6.6 Prédation: Ecureuil	13 Rong.	22 Ecur.		
$C5_5$	28.4 Ponte abandonnée	11 { Corv. Ecur.	4 Ecur.		
$D2_6$	15.5 Ponte abandonnée	25 Corv.	30 Corv.		
$L7_4$	29.4 Prédation: chat?	7 Corv.	10 Ecur.		

Cas particulier:

$N5_6$ 24.4 Prédation: Corvidé — 2e ponte, 18.5 Préd. Corv. — 3e ponte 2.6 Corv.

Les auteurs principaux des pillages dans les nids sont les Corvidés et l'Ecureuil. L'action de ces prédateurs ralentit en fin de période de reproduction et en avril-mai, ce sont surtout les Corvidés qui détruisent les couvées et nichées, alors qu'en juin-juillet il s'agit

principalement des Rongeurs. Le comportement de ces deux groupes de prédateurs est différent: alors que les Corvidés cherchent souvent les nids, les Rongeurs les découvrent la plupart du temps par hasard lors de leurs pérégrinations. L'emplacement du nid joue donc un rôle très important et il n'est pas surprenant que les nids construits contre les maisons et peu visibles soient moins pillés que ceux du biotope primitif. Nous rejoignons ainsi une conclusion du chapitre IV.

4. Discussion

A ma connaissance, les études ornithologiques entreprises jusqu'à ce jour ne nous donnent aucune indication sur l'aspect quantitatif de l'activité des différentes espèces de prédateurs de couvées. L'aspect qualitatif est par contre souvent connu et on sait depuis longtemps que les Geais, Pies et Corneilles commettent beaucoup de dégâts dans les nids des Passereaux. Les observations se rapportant à l'Ecureuil sont moins nombreuses, quoique la réputation de ce prédateur soit cependant bien établie. Je cite à titre purement indicatif les causes de destructions des couvées de Merles recueillies sur les quelque 1000 cartes de nids de la Station de Sempach:

20 destructions par les chats:
32 » » les Corvidés (13 Pies, 9 Geais, 6 Corneilles);
2 » » les Rongeurs.

Il est particulièrement curieux de constater à quel point le comportement des Rongeurs passe inaperçu et pourtant leurs dégâts sont considérables. Il est vrai que les petites espèces sont généralement nocturnes, mais l'Ecureuil doit visiter les nids de jour.

Je pense qu'il est superflu d'expliquer pour quelles raisons ces données des cartes de nids ne représentent qu'un aspect tout à fait partiel du problème qui nous occupe ici.

Par le procédé de l'œuf postiche, par contre, nous avons la possibilité de connaître la grande majorité des espèces prédatrices et ensuite de pouvoir nous livrer à une étude quantitative des destructions de pontes, même si la méthode laisse encore à désirer sur certains points.

Chapitre VI

DYNAMIQUE DE LA POPULATION

1. Le taux de reproduction de la population

Comme l'a déjà suggéré l'étude de l'issue des nids, le taux de reproduction de la population est très faible, puisque ce ne sont que 10 couvées qui connaissent annuellement une issue favorable. Pour déterminer ce taux, c'est-à-dire le nombre de jeunes qui atteignent l'âge adulte, à partir des données citées plus haut, il faut connaître ou déterminer le nombre moyen d'œufs par ponte, le taux d'éclosion, le taux d'envol et l'espérance de vie des jeunes au stade de l'envol. C'est seulement ensuite que l'on pourra calculer le taux de reproduction de la population étudiée.

Le nombre d'œufs par ponte est en moyenne de 3,61. Le « taux d'éclosion » se détermine en écartant toutes les couvées abandonnées ou détruites par des prédateurs. Dans ces conditions, 170 œufs ont donné 152 jeunes; le taux d'éclosion est donc de 89,4%. Le calcul du taux d'envol est beaucoup plus difficile à faire, car il est délicat de déterminer le nombre de jeunes quittant normalement le nid. Par prudence, je n'ai en effet jamais visité le nid dans les jours précédant l'envol. J'ai régulièrement évalué à distance, le nombre de jeunes encore au nid; mais mes observations sont peu nombreuses. En écartant les nichées détruites et abandonnées, j'obtiens un « taux d'envol » de $\frac{51}{53} = 96\%$. (voir tableau 10).

L'espérance de vie des Merles au stade de l'envol n'a pu être déterminée à Imede. Je n'ai en effet que peu de renseignements à propos des 51 jeunes Merles bagués qui se sont envolés pendant ces quatre années. L'un d'entre eux a été trouvé 3 jours après l'envol à 200 mètres du nid; un deuxième a été retrouvé 3 semaines après avoir été bagué. Un troisième est mort à l'âge de 2 mois et 4 ont franchi le cap de la première année et se sont reproduits. Deux

ont niché sur les lieux même de leur naissance, un troisième 150 mètres à l'ouest et le quatrième 600 mètres à l'ouest. Le sort des autres jeunes est inconnu. Ces résultats fragmentaires ne permettent évidemment pas de calculer l'espérance de vie des jeunes, et par conséquent pas non plus le taux de reproduction de la population. Cependant, pour connaître la valeur approximative de ce dernier, on peut utiliser la moyenne des mortalités trouvées par différents auteurs, qui est égale à 65%. Donc, sur 100 jeunes quittant le nid, 35 sont généralement encore en vie un an après; leur espérance de vie est donc de $E = \frac{1}{M} - 0{,}5 = 1$ an.

La détermination du taux de reproduction conduit donc au résultat suivant. Chaque couvée comportant 3,61 œufs, les 10 couvées annuelles totalisent 36,1 œufs avant l'éclosion. Après l'éclosion, il reste 36,1 × 89,4% = 32,2 œufs. Le taux d'envol étant de 96%, les 32,2 œufs permettent à 31 jeunes de s'envoler. Dans l'étude des couvées réussies (p. 864) j'ai montré que l'observation directe conduisait au résultat de 32 jeunes. Les résultats sont donc semblables.

Avec un taux de survie de 35% (au stade de l'envol), ces 31 à 32 jeunes donnent 11 Merles âgés d'un an. Les 27 couples de la population produisent donc annuellement 11 jeunes aptes à se reproduire. Il est évident que ce résultat est approximatif, et qu'il ne doit être considéré que comme un ordre de grandeur.

2. La Mortalité

Ayant déjà étudié la mortalité au stade « œuf » et « jeune au nid » (voir p. 865 et suivantes) je me bornerai ici à examiner la mortalité annuelle des adultes que l'on peut déterminer par 4 procédés différents, tous quatre n'aboutissant d'ailleurs qu'à des résultats approximatifs.

La première méthode concerne l'examen des Merles bagués morts à Imede ou dans les environs immédiats. Parmi les 28 oiseaux ainsi trouvés et âgés d'un an au minimum, il y a 20 mâles et 8 femelles. Je connais l'âge exact de 20 de ces 28 individus, alors que

pour les 8 autres je ne connais que l'âge minimum. Leur répartition dans les différentes classes d'âge est la suivante:

2 Merles morts à l'âge d'un an
9 » » dans leur deuxième année
8 » » dans leur troisième année
5 » » dans leur quatrième année
2 » » dans leur cinquième année
2 » » dans leur sixième année

La mortalité moyenne de cet échantillon, calculée d'après la formule:

$$\text{Mortalité} = \frac{D_1 + D_2 + D_3 + \dots D_n}{D_1 + 2D_2 + 3D_3 + \dots nD_n}$$

est de 33% et l'espérance de vie de 2,5 ans. Comme un nombre important de Merles étaient encore en vie au moment où les observations ont été arrêtées, la mortalité calculée est supérieure à la mortalité réelle et l'espérance de vie de 2,5 ans inférieure à l'espérance de vie réelle.

Tableau 13.

Contrôles effectués d'un printemps à l'autre.
(Les oiseaux revus ont niché à Imede ou dans les environs).

	1959-1960			1960-1961			1961-1962			Total		
	♂	♀	Tot.	♂	♀	Tot.	♂	♀	Tot.	♂	♀	Tot.
Nombre d'oiseaux bagués	16	9	25	20	20	40	26	24	50	62	53	115
Nombre d'oiseaux revus	11	7	18	12	12	24	20	13	33	43	32	75
Taux de survie			72%			60%			66%	69%	60%	65%
Mortalité			28%			40%			34%	31%	40%	35%

J'emploierai comme deuxième procédé celui des contrôles, dont les résultats figurent dans le tableau 13. Ce qui fausse les conclusions de cette méthode, c'est que les oiseaux nicheurs ne sont pas tous fidèles à leur territoire d'un printemps à l'autre. Autrement dit,

parmi les oiseaux « non revus » et considérés comme morts, il y en a un certain nombre encore en vie, tout spécialement des femelles, puisque leur attachement au territoire est plus faible que celui des mâles. Par conséquent, les mortalités de 31% chez les mâles et de 40% chez les femelles représentent, ici encore, des valeurs maximales.

La troisième méthode destinée à calculer la mortalité des oiseaux nicheurs s'appuie sur la structure de la population du printemps 1962. Dans cette dernière saison d'observation, la presque totalité des Merles étaient bagués en couleurs, certains depuis 1959. Voici quelle était la structure de la population:

Mâles :

6 oiseaux d'un an	
7 » de 2 ans	2 oiseaux de 2 ans au minimum
1 » de 3 »	5 » de 3 » » »
	4 » de 4 » » »
1 » de 5 »	3 » de 5 » » »

Femelles :

6 oiseaux d'un an	
5 » de 2 ans	6 oiseaux de 2 ans au minimum
5 » de 3 »	3 » de 3 » » »
	2 » de 4 » » »
1 » de 5 »	

En admettant que les oiseaux de 2, 3, 4 et 5 ans au minimum n'ont effectivement que 2, 3, 4 et 5 ans (ce qui n'est certainement pas le cas pour tous) et en supposant que tous ces individus meurent l'année suivante (ce qui ne s'est pas produit), je puis à nouveau calculer la mortalité moyenne de cet échantillon par la formule appliquée dans le premier procédé. Le résultat est de 26% pour les mâles et de 30% pour les femelles. Les deux causes d'erreur signalées plus haut agissent dans le même sens en élevant le taux de mortalité; par ce procédé, je puis donc affirmer que les mâles ont une mortalité annuelle inférieure à 26% et les femelles une mortalité inférieure à 30%.

Le quatrième procédé, basé sur le rapport des Merles nicheurs âgés d'un an à l'ensemble de la population, ne donne de résultat

correct que si les effectifs de la population sont constants d'un printemps à l'autre et si le taux de reproduction est égal au taux de mortalité. Si le premier taux est inférieur au second, ce qui est vraisemblablement le cas à Imede, (voir p. 891) le taux de mortalité calculé est inférieur au taux réel, car il y a alors parmi les oiseaux qui immigrent non seulement des individus d'un an, mais aussi des Merles plus âgés.

Les résultats, mis en évidence par le tableau 14, indiquent pour l'ensemble des 4 années une mortalité minimum théorique de 23% pour les mâles et de 36% chez les femelles.

Tableau 14.

Proportion des nicheurs âgés d'un an par rapport à l'ensemble de la population.

	1958-1959			1959-1960			1960-1961			1961-1962			Total		
	♂	♀	Tot.	♂	♀	Tot.	♂	♀	Tot.	♂	♀	Tot.	♂	♀	Tot.
Oiseaux d'un an .	4	5	9	3	8	11	8	10	18	6	6	12	21	29	50
Total des nicheurs .	16	9	25	22	21	43	25	25	50	28	26	54	91	81	172
Mortalité .			36%			26%			36%			22%	23%	36%	29%

Les valeurs obtenues par ces 4 procédés différents ne constituent que des ordres de grandeurs, puisque aucun procédé n'est exact et que la population est trop petite pour que les effets du hasard soient négligeables. La comparaison des résultats permet cependant de conclure que la mortalité moyenne des mâles nicheurs doit osciller autour de 25% et celle des femelles être comprise entre 30 et 35%.

Il est intéressant de remarquer que les variations de la mortalité annuelle de 1959 à 1962 coïncident dans les tableaux 13 et 14. Nous ne pouvons cependant mettre ces variations directement en rapport avec la rigueur de l'hiver, puisque c'est pendant l'hiver le plus rigoureux que la mortalité a été la plus faible.

En plus des 28 Merles bagués trouvés morts à Imede, j'ai récolté 9 autres cadavres, non bagués, concernant soit des résidents non bagués, soit des individus de la réserve. La répartition de tous ces oiseaux en fonction de l'année est mise en évidence par la figure 28.

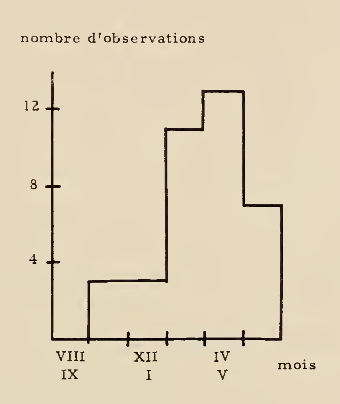


Fig. 28.

Répartition de 37 Merles trouvés morts à Imede.
Les mois sont groupés deux par deux.

Avant de l'interpréter, il convient de ne pas oublier que mes observations ont été beaucoup plus nombreuses au printemps que pendant le reste de l'année; il est donc possible que le graphique ne corresponde pas exactement à la réalité. L'erreur introduite doit cependant être faible, les cadavres de Merles pouvant être repérés pendant plusieurs semaines; j'en ai d'ailleurs trouvé à tous les stades de décomposition.

La plus forte mortalité est constatée à la fin de l'hiver et pendant la période de reproduction. La faible mortalité de l'automne et du début de l'hiver s'explique par l'abondance de la nourriture disponible, dont les fruits, d'abord les pommes, ensuite les baies de houx et de lierre. A partir de janvier, les ressources naturelles se raréfient et les Merles sont alors fréquemment observés sur les nombreuses mangeoires du quartier. La sensible élévation du taux de mortalité en février-mars est, à mon avis, la conséquence de deux facteurs. Premièrement, les oiseaux sont à cette époque moins résistants qu'au début de l'hiver, ensuite, à cet affaiblissement d'origine alimentaire, correspondant à la fin de la période

écologiquement défavorable, s'adjoint dès fin février un affaiblissement causé par la renaissance du comportement territorial. Les importants moments de la journée que les oiseaux consacrent à acquérir ou reconquérir un territoire ont aussi pour conséquence de diminuer le temps disponible pour la recherche de la nourriture.

Pendant la saison de nidification, la territorialité ne baisse que progressivement dès mars, et l'influence précédemment décrite sur la condition physique de l'oiseau subsiste, quoique diminuée. La reproduction, spécialement avec la construction du nid et le nourrissage des jeunes, représente, pour le Merle une dépense d'énergie supplémentaire, l'obligeant à parcourir quelquefois des distances importantes et l'exposant ainsi davantage aux accidents et aux prédateurs. Enfin, troisième considération, il est possible que l'activité des prédateurs augmente pendant le printemps, vu qu'ils ont eux aussi des jeunes à nourrir.

Si une diminution de la résistance physique, pour des causes de sous-alimentation ou d'activité particulièrement grande, semble être dans la majorité des cas le facteur médiat de mortalité, les facteurs immédiats sont par contre plus difficiles à connaître. J'ai pu établir, ou faire établir, la cause de mortalité de 14 Merles, tous morts entre février et juillet; 7 individus ont été tués par des prédateurs, dont 3 par un rapace; 3 ont été écrasés par des voitures, 3 ont vraisemblablement subi une intoxication alimentaire et une femelle est morte de maladie inconnue. Comme les oiseaux tués accidentellement ou plumés par un prédateur sont vraisemblablement plus facilement repérés que ceux qui meurent de maladie, je pense qu'il est impossible de tirer des conclusions quantitatives des 14 cas de mortalité observés.

3. Srtucture et stabilité de la population

Mes observations ayant été effectuées essentiellement au printemps, j'étudierai seulement la structure de la population à cette époque de l'année. La population se compose alors de deux éléments principaux: les oiseaux nicheurs, et la réserve de population. Le nombre des couples nichant chaque printemps peut être estimé à 27-28. Ce qu'il est très important de relever ici, c'est que ce nombre n'a pas varié pendant les 4 années d'observation; la population des nicheurs est par conséquent remarquablement stable. Le reste

de la population comprend la réserve, et j'inclus dans cette catégorie les quelques mâles célibataires qui ont conquis un territoire. Ces derniers sont très disséminés, puisque j'en ai observé un seul par année. Les individus de la réserve de population sont par contre plus nombreux, et j'en ai identifié 9 en 1960 et 9 autres en 1962. Je suis précédemment arrivé à la conclusion (p. 838) qu'il était possible que la réserve de population comprenne davantage de mâles que de femelles. Cette supposition, basée sur l'observation directe, est confirmée par les conclusions du paragraphe précédent, puisque la mortalité des mâles est inférieure à celle des femelles.

La structure de la population des couples nicheurs a déjà été partiellement étudiée. J'ai en effet déjà montré quelle était l'importance relative des oiseaux nicheurs âgés d'un an et les conclusions qu'on pouvait en tirer. Par ailleurs, la structure de la population du printemps 1962 a aussi été exposée. Utilisant les mortalités moyennes de 25% pour les mâles et de 33% pour les femelles, il est possible de calculer la structure théorique de cette population de 27 couples. Il faut toutefois supposer que la mortalité est indépendante de l'âge, ce qui paraît logique, vu que l'espérance de vie des adultes (env. 2,8 ans) est considérablement plus faible que leur longévité potentielle (plus de 20 ans). Le résultat est le suivant:

Classes d'âge:	Total	1	2	3	4	5	6 ans et plus
Mâles	27	7	5	4	3	2	6
Femelles	27	9	6	4	3	2	3

Puisque j'observe des échanges constants d'oiseaux nicheurs entre Imede et les environs, il ne sera jamais possible d'observer ce nombre exact de représentants des différentes classes d'âge de la population étudiée. Aussi faut-il se contenter de résultats tels que ceux de 1962.

L'étude du taux de reproduction de cette population a révélé que c'est environ 11 Merles qui parviennent à atteindre l'âge d'un an, donc à se reproduire. La mortalité de 25% pour les mâles et de 33% pour les femelles signifie que chaque année 7 mâles et 9 femelles meurent et doivent être remplacés, si la population est stable, comme c'est ici le cas. A ces 16 disparition, il faut en outre ajouter celles de la réserve, soit environ 3. La comparaison de ces nombres montre, qu'en dépit de l'approximation des résultats,

il est très vraisemblable que la population des nicheurs et des individus de la réserve ne se maintient que par apport d'*individus venant de l'extérieur.*

Il doit donc exister des populations de Merles où le taux de reproduction est supérieur au taux de mortalité des adultes. Dans ces populations, les individus surnuméraires doivent émigrer et un certain nombre vient s'établir à Imede ou constituer la réserve du parc étudié. J'ai la preuve que certaines de ces populations en expansion se trouvent dans les environs immédiats du parc étudié. J'observe en effet à Imede, chaque année dès fin avril, des jeunes Merles venant de quitter le nid, non bagués, de plus en plus nombreux au fur et à mesure que le printemps avance. Ces jeunes « étrangers » sont particulièrement nombreux en juin-juillet, moment où les couvées de la population étudiée commencent à réussir.

4. Discussion

Le taux de reproduction de la population étudiée est extrêmement faible. Mais certaines caractéristiques peuvent être considérées comme normales. C'est ainsi que le taux d'éclosion de 89,4% est intermédiaire entre celui trouvé par Venables (1952): 84,5% et Snow (1955*b*): en moyenne 91%. La grandeur de la nichée 3,2 jeunes se rapproche, quelque peu, des valeurs généralement observées: 3,34 par Lack (1949) en Grande-Bretagne; 3,74 par Verheyen (1953) en Belgique; 3,76 par Venables (1952) aux Shetland; 3,5 à 3,9 par Havlin (1963) en Tchécoslovaquie.

D'importantes différences apparaissent par contre lorsque l'on compare le nombre de jeunes élevés à partir de 100 œufs. Lack (1954), citant de nombreux auteurs, a mis en évidence que chez la plupart des espèces nidicoles de Passereaux nichant à « ciel ouvert », c'est-à-dire non dans des cavités, environ le 45% des œufs pondus donnait des jeunes s'envolant du nid (limites: 22% et 59%). Chez le Merle, Bull (1946) a trouvé 30%, Verheyen (1953) 47%, Lack (1949) 51%, Steinbacher (1941) 58%, Havlin (1963) 64,5% et Venables (1952) un peu moins de 62%. Or, dans le parc étudié, cette proportion n'est que de 13%. Cette valeur est donc extrêmement faible. Pour l'expliquer, interviennent les constatations du chapitre de l'issue des nids, à savoir, d'une part et surtout le fort

pourcentage de nids abandonnés pendant la ponte et l'incubation, et d'autre part, l'importante destruction de couvées par des prédateurs.

Les comparaisons précédentes laissent prévoir une nouvelle différence importante concernant le nombre de jeunes élevés par couple et par saison de reproduction. Alors qu'en Grande-Bretagne Lack (1943*a*) a constaté 2,5 jeunes en Ecosse et 3,6 en Angleterre, Steinbacher 5,5 jeunes à Francfort (1941) et 2,5 jeunes à Augsbourg (1953), Snow (1958*a*) 4,4 jeunes dans le Jardin botanique d'Oxford et Havlin (1963) environ 5 en Tchécoslovaquie, je trouve à Imede 1,2 jeunes. Pourtant, de nombreuses femelles ont effectué 5, voire 6 pontes par printemps, mais les nombreuses pontes de remplacement ne compensent pas suffisamment les pertes.

Une des deux caractéristiques les plus importantes d'une population est à mon avis la mortalité des adultes, car c'est elle qui détermine également sa structure et l'espérance de vie des nicheurs (l'autre étant le taux de reproduction).

Il convient de donner un sens différent à la mortalité calculée à partir de nombreuses reprises d'oiseaux bagués et celle déterminée par d'autres méthodes dans une population déterminée et limitée. Le premier procédé concerne un ensemble de populations diverses aux caractéristiques différentes: populations de différents types de forêts, de régions buissonnantes, de parcs urbains, etc. Aussi la mortalité de cet ensemble ne correspond-elle pas à une population définie, mais représente la valeur moyenne des différentes mortalités, ce qui fait d'ailleurs son intérêt. C'est ainsi que Verheyen (1958) trouve une mortalité de 69% pour les adultes de Belgique, Havlin (1962) des valeurs allant de 64% à 40% pour les Merles adultes de Tchécoslovaquie, Lack (1943*a*) 42% en Grande-Bretange et Coulson (1961) pour le même pays 44%. Ce dernier auteur met particulièrement en évidence les différences géographiques et annuelles, variant de 34% à 68%.

Snow (1956), étudiant la population définie du Jardin botanique d'Oxford, a employé d'autres méthodes pour déterminer la mortalité des Merles, entre autres celle des contrôles visuels. Il a revu le 70% des adultes d'un printemps à l'autre. La mortalité est par conséquent égale ou inférieure à 30%, ce qui est semblable aux résultats d'Imede. Cette faible mortalité s'explique par le fait qu'il s'agit de populations sédentaires et urbaines.

La mortalité élevée des adultes pendant la période de reproduction semble être une caractéristique des populations urbaines et suburbaines. Coulson (1961) la relève chez le Merle, Summers-Smith (1956) chez le Moineau domestique *(Passer domesticus* L.*)*. Ce dernier a constaté que le 54% de la mortalité annuelle avait lieu d'avril à juillet. J'obtiens le même résultat chez les Merles d'Imede, mais pour des raisons différentes. Summers-Smith et Coulson pensent que c'est le nourrissage des jeunes qui est à l'origine de cette forte mortalité, obligeant les parents à prendre des risques élevés pour trouver la nourriture de leur progéniture. Coulson (1960) suggère que les Etourneaux d'un an non nicheurs ont une mortalité plus faible que ceux qui se reproduisent. A Imede, où les couvées arrivant au stade de l'éclosion représentent une minorité, du moins jusqu'en juin, c'est plutôt l'ensemble des activités des individus nicheurs qui explique une élévation de la mortalité.

L'importance de la maladie comme cause de mortalité est encore très mal connue. Tout d'abord, les oiseaux trouvés morts ne constituent vraisemblablement pas un échantillon représentatif. Ensuite, le facteur « maladie » peut être soit la cause directe (voir Jennings 1955), soit la cause indirecte, provoquant p. ex., un affaiblissement, de la mort.

CONCLUSIONS

Le but du présent travail a été l'étude des principales caractéristiques d'une population de Merles noirs. Je vais tenter d'établir les relations de cause à effet entre les différents facteurs étudiés.

Le parc Imede constitue un biotope idéal pour les Merles. Les grands arbres sont nombreux, le sous-bois dense, offrant de bons couverts, et les ressources alimentaires sont abondantes. La population est sédentaire, ce qui s'explique par la présence de nombreux arbres à baies et surtout par l'abondante nourriture dispensée par l'homme en hiver.

Pendant les quatre années d'observation, ce sont chaque printemps 27 à 28 couples qui se sont reproduits sur ce terrain de 6 ha aux nombreuses possibilités de nidification. La constance du nombre d'oiseaux nicheurs associée à la présence d'une importante réserve de population permet d'affirmer que le parc est saturé en couples. Cette forte densité peut être considérée comme une conséquence

directe de l'abondante nourriture disponible pendant l'hiver, les Merles restant au printemps attachés au secteur sur lequel ils ont hiverné. Cependant, je pense que la grande concentration des couples nicheurs provient surtout du biotope extrêmement favorable et de la nourriture à disposition au printemps. A Imede et dans les environs, il y a en effet de nombreux jardins avec plate-bandes variées et de grandes pelouses. Ces dernières, régulièrement tondues et souvent arrosées par temps sec, constituent de précieux réservoirs de vers de terre. A côté de cette nourriture indirectement fournie par l'homme, il ne faut pas oublier toutes les baies, graines, vers, petits arthropodes, etc. que les Merles trouvent sur leur territoire et qui constituent une part importante de leur alimentation.

Si j'ai particulièrement insisté sur les ressources alimentaires du parc, c'est que j'ai l'impression que ni le nombre des oiseaux nicheurs, ni le taux de reproduction de la population ne sont limités par la quantité de nourriture disponible. Ce point de vue est confirmé par l'existence de la réserve de population, qui se nourrit, partiellement du moins, sur les mêmes lieux que les couples, et la grande constance du nombre des oiseaux nicheurs.

Le facteur limitant le nombre de couples nicheurs est ici le comportement territorial (comme le pense aussi Hinde, 1956). Les Merles, surtout les mâles, ont en effet une territorialité bien développée et les combats, parades d'intimidation et autres rencontres sont beaucoup plus nombreux à Imede, où les territoires sont très exigus, que dans une population moins dense, sylvestre, par exemple. Aussi est-il possible que cette activité particulièrement intense perturbe le déroulement harmonieux de la biologie de reproduction du couple, en modifiant l'équilibre physiologique de la femelle. Ainsi s'expliqueraient le faible nombre d'œufs par ponte et les nombreux abandons de nids en construction et de couvées, deux fois plus importants à Imede que dans le reste de la Suisse.

L'espérance de vie élevée des Merles d'Imede, leur grande densité et le faible taux de reproduction sont une conséquence de la situation urbaine de la population. L'abondance de la nourriture, mise à disposition directement et indirectement par l'homme, tout spécialement en hiver, explique pourquoi l'âge moyen est si élevé. Une population sédentaire, se nourrissant de ressources purement « naturelles », subit des pertes hivernales bien plus importantes, tout comme une population dont les individus émigrent, la migration

imposant à l'oiseau de gros efforts et étant à l'origine d'une forte mortalité.

En dépit de la grande espérance de vie des Merles d'Imede, la population ne peut maintenir ses effectifs par son propre taux de reproduction, car ce dernier est extrêmement faible. Malgré l'abondance des prédateurs de couvées et le grand nombre de pillages qu'ils commettent, ce n'est pas à eux qu'on peut imputer le faible taux de réussite. Ce sont les nombreux abandons qui sont à l'origine de ce déficit. Comme ces abandons sont très vraisemblablement une conséquence de la grande concentration des couples, et que cette dernière provient de l'extrême richesse du milieu, nous arrivons à la conclusion que c'est en définitive le biotope extrêmement favorable et l'abondance de la nourriture qui sont à l'origine du taux de reproduction si faible de la population. Il s'agit là bien entendu d'un *raccourci schématique*, et il est vraisemblable que d'autres facteurs interviennent.

En dépit du taux de reproduction trop faible pour compenser le taux de mortalité, la densité des nicheurs est invariable. Cela est dû à l'existence de populations en expansion, déjà présentes dans les environs immédiats du parc étudié, et dont les individus surnuméraires sont attirés à Imede par le biotope et l'abondance de la nourriture.

Ces quelques remarques illustrent à quel point les conditions locales influencent les différentes composantes de la dynamique d'une population. Il est par conséquent du plus haut intérêt d'effectuer de nombreuses recherches sur les populations de la même espèce, car c'est essentiellement l'étude comparative qui permet de faire progresser nos connaissances dans ce domaine.

RÉSUMÉ

Chapitre Premier: *Problèmes et techniques*

1. L'étude concerne une population de Merles, étudiés pendant 4 ans dans un parc urbain de 6 ha, situé à Lausanne. Chaque printemps, 27-28 couples nicheurs ont été observés.
2. L'histoire d'un couple caractéristique de la population est décrite.

Chapitre 2: *Le territoire*

1. Le comportement territorial est très prononcé. La surface d'un territoire oscille entre 6 et 30 a (moy. 14 a), mais le domaine vital est sensiblement plus grand.
2. Les mâles qui cherchent un territoire s'y établissent en automne ou en hiver et le conquièrent au printemps suivant.
3. La variation du comportement territorial est étudiée en fonction de l'année et du cycle de reproduction.
4. Les mâles sont plus fidèles au territoire que les femelles.
5. Une réserve de population formée d'invidus non nicheurs est observée; son comportement est étudié et l'activité de l'un de ces oiseaux est décrite.
6. Les résultats sont comparés avec ceux d'autres auteurs et le rôle du territoire est discuté.

Chapitre 3: *La nidification*

1. La femelle est beaucoup plus active que le mâle dans la recherche d'un emplacement de nidification. La situation de quelque 350 nids est étudiée.
2. L'intervalle de temps séparant la destruction ou l'abandon d'une couvée et le premier œuf du nid suivant est relativement constant (en avril: moyenne 11 jours; en juin: moyenne 9 jours), excepté pour les nids réussis (en moyenne: 7,5 jours).
3. L'incubation dure en moyenne 12,7 jours.
4. Le nombre d'œufs par ponte est en moyenne de 3,61 et ne varie que très peu pendant le printemps.
5. Les résultats du parc sont comparés avec ceux de Suisse et d'autres populations.

Chapitre 4: *Issue des nids*

1. 28 couvées réussies, 116 nids détruits par des prédateurs, 53 couvées abandonnées et 43 nids abandonnés avant la ponte ont été observés pendant ces 4 années.
2. Les couvées réussissent mieux en juin qu'en mars-avril.

3. Les pillages sont proportionnellement plus importants après l'éclosion (63%) qu'avant (40%).
4. Les abandons de couvées ne concernent que des pontes. Ils sont surtout fréquents au début de la saison et parmi les faibles pontes.
5. Comparée au reste de la Suisse, la prédation (dans les couvées) dans le parc étudié est normale, mais les abandons sont deux fois plus nombreux et les réussites deux fois moins.

Chapitre 5: *Prédateurs des couvées*

1. Par l'observation directe, seuls des Corvidés ont été vus pillant des nids.
2. Un nouveau procédé permettant l'identification des prédateurs de couvées: « l'œuf postiche » est décrit.
3. En mars-avril, les Corvidés commettent davantage de pillages que les Rongeurs (surtout l'Ecureuil, *Sciurus vulgaris* L.); en fin de saison, c'est l'inverse.
4. Discussion sur ces problèmes de prédation.

Chapitre 6: *Dynamique de la population*

1. Destructions et abandons mis à part, le taux d'éclosion est de 89,4%, le taux d'envol de 96%; 32 jeunes s'envolent annuellement des nids.
2. La mortalité annuelle des adultes est faible: environ 25% pour les mâles, 33% pour les femelles. La mortalité est maximum au printemps.
3. La structure de la population est étudiée.
4. Sur 100 œufs pondus, 13 seulement connaissent une issue favorable. Chaque couple produit en moyenne 1,2 jeunes par an, ce qui est vraisemblablement insuffisant pour compenser la mortalité des adultes. La population ne se maintient donc que par apport extérieur.

Conclusions

Dans le parc étudié, le biotope très favorable et l'abondante nourriture disponible ont pour conséquence une forte densité

de couples nicheurs. L'intense activité territoriales des oiseaux perturbe vraisemblablement la nidification des différents couples; aussi le taux de reproduction est-il anormalement faible.

SUMMARY

The Dynamics of a population of blackbirds

First Chapter: *Problems and technics*

1. The study deals with a population of blackbirds observed over a period of four years in an urban park of about 15 acres, in Lausanne. Each spring, 27-28 nest-mates were observed.
2. The history of a pair characteristic of the population is traced.

Chapter 2: *The territory*

1. Territorial behaviour is very marked. The area of a territory ranges from between 0,15 to 0,75 acres (average: 0,35 acres), but the living area is appreciably larger.
2. The males which are seeking a territory settle in it in autumn or winter and conquer it in the following spring.
3. The variation in territorial behaviour is studied in relation to the year and the reproduction cycle.
4. The males remain more faithful to the territory than do the females.
5. A reserve population of non-nesting individuals is observed; its general behaviour is studied and the activity of one of these birds is described.
6. The results are compared with those of other authors and the role of the territory is discussed.

Chapter 3: *Nidification*

1. The female is far more active than the male in the search for a nesting site. The situation of some 350 nests is studied.
2. The time lapse separating the destruction or desertion of a clutch and the first egg of the following nest is relatively constant (in April, an average of 11 days; in June, an average of 9 days), except for successful nests (on an average: 7,5 days).

3. Incubation lasts on an average 12,7 days.
4. The average clutch-size is 3,61 and varies only very little during the springtime.
5. The results of the area studied are compared with those of Switzerland and other populations.

Chapter 4: *Nesting success*

1. 28 successful broods, 116 nests destroyed by predators, 53 clutches deserted and 43 nests abandoned before laying, have been observed in the course of these four years.
2. Broods are more successful in June than in March-April.
3. Cases of plundering are proportionally more frequent after hatching (63%) than before (40%).
4. The cases of clutch desertion only concern eggs. They are most frequent early in the season and among scanty layings.
5. Compared with the rest of Switzerland, the plundering of clutches in the park under study is quite normal, but desertions are twice as numerous and successful issues twice as infrequent.

Chapter 5: *Brood predators*

1. By direct observation, only Corvidae have been seen pillaging nests.
2. A new device permitting the identification of brood predators by means of a " dummy egg " is described.
3. In March-April, the Corvidae indulge in more pillage than the Rodents (particularly the Squirrel, *Sciurus vulgaris* L.); in the late season, the reverse is true.
4. Discussion on these predation problems.

Chapter 6: *Dynamics of the population*

1. Apart from destructions and desertions, the hatching success is in the order of 89,4%, the fledgling success 96%; 32 fledglings leave the nests annually.
2. The annual mortality rate for adult birds is low: about 25% for males, 33% for females. Mortality is highest in the spring.

3. The structure of the population is studied.
4. Out of 100 eggs laid, only 13 experience a successful issue. Each pair rears an average of 1,2 young a year, which is probably not sufficient to make up for the mortality of the adults. The population is only maintained, therefore, by reinforcements from outside.

Conclusions

In the park under study, the highly favourable habitat and the abundance of food available give rise to a high density of nesting pairs. The intensive territorial activity of the birds very likely disturbs the nesting of the various mating pairs; consequently the reproduction rate is abnormally low.

BIBLIOGRAPHIE

ALTUM, B. 1868. *Der Vogel und sein Leben.* Münster.

BERNDT, R. 1931. *Ineinandergeschachtelte Bruten der Amsel.* Orn. Monatsb. 39: 152.

BULL, P. C. 1946. *Notes on the breeding cycle of the Thrush and Blackbird in New Zealand.* Emu. 46: 198-206.

COULSON, J. C. 1960. *A study of the mortality of the Starling based on ringing recoveries.* J. anim. ecol. 29: 251-272.

— 1961. *The postfledging mortality of the Blackbird in Great Britain.* Bird study. 8: 89-97.

CREUTZ, G. 1933. *Amsel beim Nestbau.* Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel. 9: 143-144.

EPPRECHT, W. 1946. *Die Verbreitung der Amsel zur Brutzeit in Zürich.* Orn. Beob. 43: 97-105.

GIBB, J. A. 1962. *The importance of territory and food supply in the natural control of a population of birds.* Science Review. 20: 20-21.

GLUTZ, U. 1962. *Die Brutvögel der Schweiz.* Aarau.

HAVLIN, J. 1962. *Age structure and mortality rate in Blackbird populations.* Zool. Listy. 11: 279-285.

— 1963. *Reproduction in the Blackbird.* Zool. Listy. 12: 195-216.

HEYDER, R. 1931. *Amselbeobachtungen.* Mitt. Vereins Sächs. Orn. 3: 105-129.

— 1953. *Die Amsel.* Wittenberg-Lutherstadt.

HINDE, R. A. 1956. *The biological significance of the territories of birds.* Ibis. 98: 340-369.

JACKSON, R. D. 1954. *Territory and pair-formation in the Blackbird.* Brit. birds. 47: 123-131.

Jennings, A. R. 1955. *Diseases in wild birds.* Bird study. 2: 69-72.
Kluijver, H. N. 1951. *The population ecology of the Great Tit.* Ardea. 39: 1-135.
Lack, D. 1943*a*. *The age of the Blackbird.* Brit. birds. 36: 166-175.
— 1943*b*. *The Life of the Robin.* London.
— 1947. *The signification of clutch-size.* Ibis. 89: 302-352.
— 1949. *Family size in certain Thrushes.* Evolution. 3: 57-66.
— 1954. *The natural regulation of animal numbers.* Oxford.
Lack, D. and Light, W. 1941. *Notes on the spring territory of the Blackbird.* Brit. birds. 35: 47-53.
Lind, H. 1955. *Bidrag til Solsortens biologi.* Dansk. ornith. Forenings tidssk. 49: 76-108.
Mildenberger, H. 1940. *Zu geringe Eizahlen in Amselgelegen.* Ornith. Monatsb. 48: 42-46.
Moffat, C. B. 1903. *The spring rivalry of birds.* Irish naturalist. 12: 152-166.
Mohr, E. 1950. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands.* Iena.
Ribaut, J. P. 1961. *Un nouveau moyen pour étudier la prédation dans les nichées: l'œuf postiche.* Rev. suisse Zool. 68: 238-241.
Snow, D. W. 1955*a*. *The abnormal breeding of birds in the winter 1953-1954.* Brit. birds. 48: 120-126.
— 1955*b*. *The breeding of Blackbird, Song thrush and Mistle thrush in Great Britain, part III, nesting success.* Bird study. 2: 169-178.
— 1956. *Territory in the Blackbird.* Ibis. 98: 438-447.
— 1958*a*. *The breeding of the Blackbird.* Ibis. 100: 1-30.
— 1958*b*. *A study of Blackbirds.* London.
Steinbacher, G. 1941. *Beobachtungen über das Verhalten und insbesondere über die Brutbiologie von Stadtamseln.* Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel. 17: 153-161.
— 1953. *Zur Biologie der Amsel.* Biol. Abhand. Heft 5.
Stewart, R. E. and Aldrich, J. W. 1951. *Removal and repopulation of breeding birds in a spruce-fir forest community.* Auk. 68: 471-482.
Summers-Smith, D. 1956. *Mortality of the House sparrow.* Bird study. 3: 265-270.
van't Sant, L. 1921. *Statistische Onderzoekingen betreffende het Aantal Eiern per Broedselbij Merel, Zanglijster en Grote Lijster.* Ardea. 10: 27-32.
Venables, L. S. V. and U. M. 1952. *The Blackbird in Shetland.* Ibis. 94: 636-653.
Verheyen, R. 1953. *Etude statistique relative à la biologie de nos 3 Grives indigènes.* Le Gerfaut. 43: 231-261.
— 1958. *A propos de l'âge moyen des Merles.* Le Gerfaut. 48: 6-15.